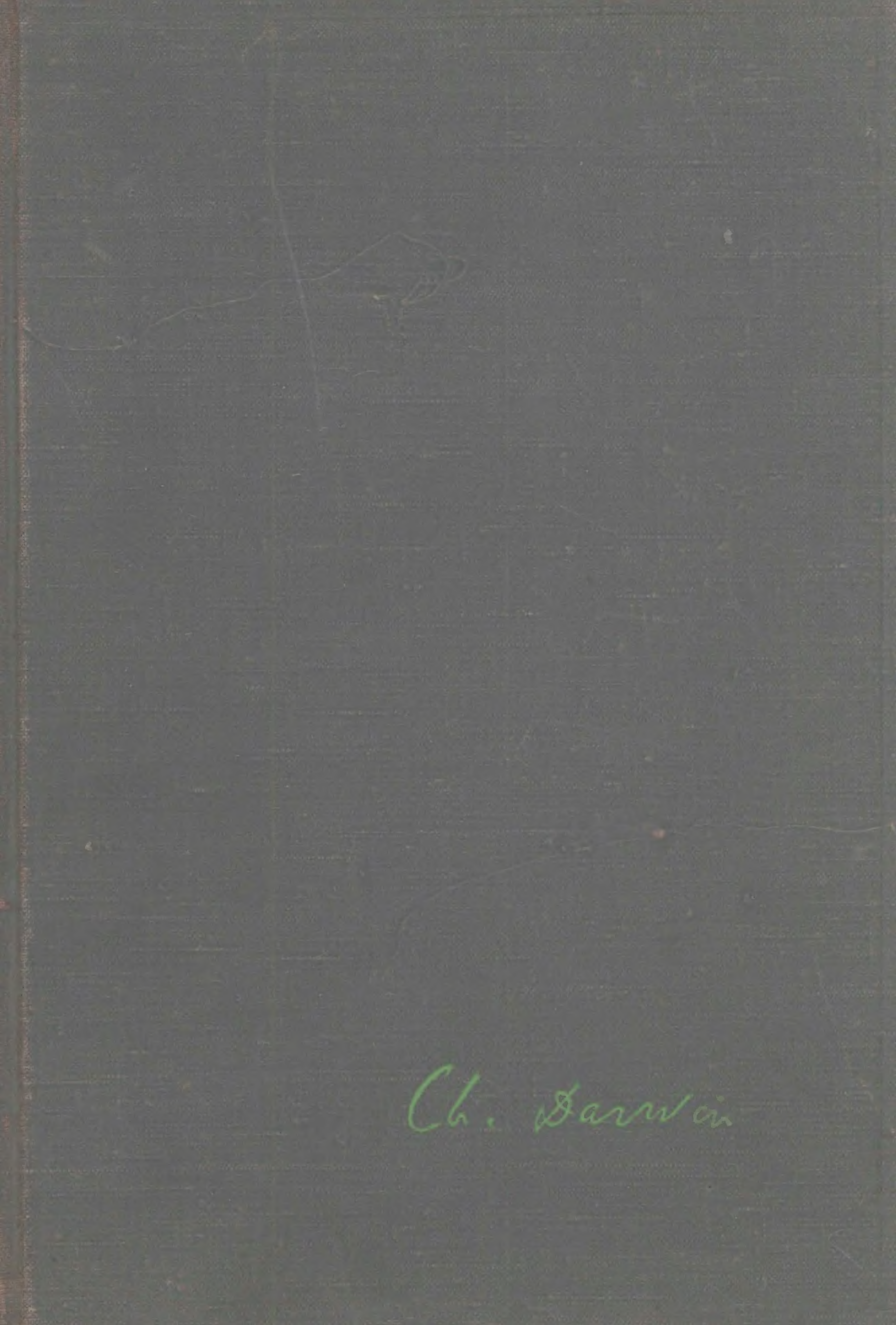
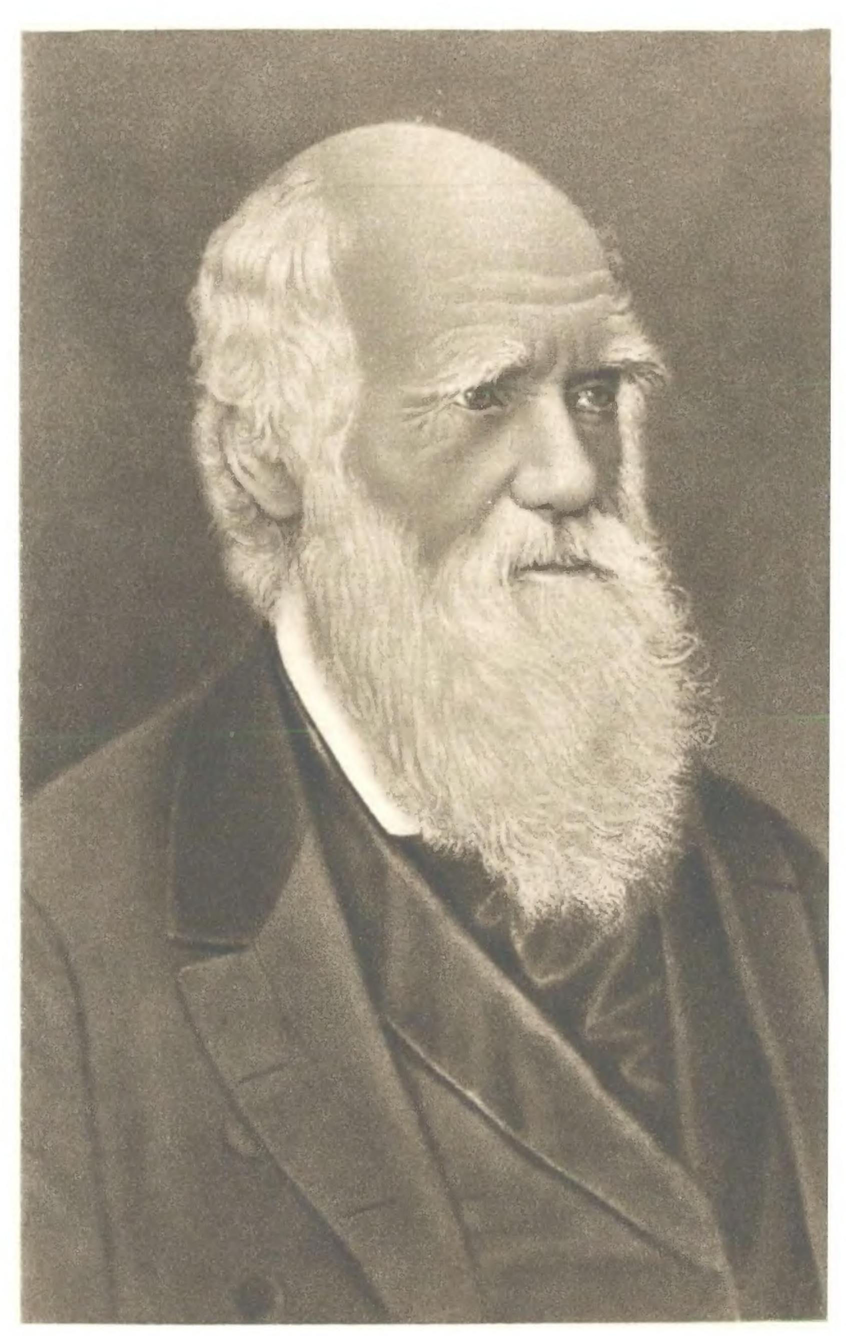

Ch. Darwin



ЧАРЛЗ ДАРВИН

С фотографии конца 1860-х годов

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЧАРЛЗ ДАРВИН

ЧАРЛЗ ДАРВИН



СОЧИНЕНИЯ



ТОМ

6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК
москва 1950 ленинград

ЧАРЛЗ ДАРВИН



ОПЫЛЕНИЕ ОРХИДЕЙ НАСЕКОМЫМИ

ПЕРЕКРЕСТНОЕ ОПЫЛЕНИЕ И САМООПЫЛЕНИЕ

под редакцией

академика **В. Н. СУКАЧЕВА**



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК
москва • 1950 ленинград

*

НАСТОЯЩИЙ ТОМ ПОДГОТОВЛЕН К ПЕЧАТИ
членом-корр. АН Укр. ССР И. М. ПОЛЯКОВЫМ

ОТ РЕДАКЦИИ

Шестой, седьмой и восьмой тома настоящего издания охватывают все работы Ч. Дарвина по биологии и физиологии растений: шесть его монографий, изданных в виде отдельных книг, и большое число мелких журнальных заметок и статей, опубликованных с 1855 по 1883 г. (три из них увидели свет уже после смерти Дарвина). Хронологически, по датам их публикации, шесть ботанических монографий Дарвина располагаются в следующем порядке:

1) 1862. Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми (2-е значительно дополненное издание вышло в 1877 г.);
2) 1865. Движения и повадки лазящих растений (2-е исправленное издание вышло в 1875 г., 3-е издание — в 1882 г.);
3) 1875. Насекомоядные растения (2-е издание, с дополнениями Фрэнсиса Дарвина, вышло в 1888 г.);
4) 1876. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире (2-е издание вышло в 1878 г.);
5) 1877. Различные формы цветов у растений одного и того же вида (предварительные сообщения Дарвина о растениях с ди- и триморфными цветами, составившие в переработанном виде эту монографию, были напечатаны Дарвином в 1862—1869 гг.; 2-е издание монографии вышло в 1880 г.);
6) 1880. Способность к движению у растений (работа совместная с Фрэнсисом Дарвином).

Редакция не сочла, однако, целесообразным придерживаться при распределении перечисленных работ по трем томам строго хронологического порядка. Более удобным представился смешанный — хронологическо-тематический порядок их распределения. Пять из этих работ Дарвина образуют две группы, из которых одна посвящена проблеме перекрестного оплодотворения у растений (работы 1, 4 и 5) и вторая — проблеме движений у растений (работы 2 и 6). Работа о насекомоядных растениях примыкает ко второй группе, поскольку приспособление растений к питанию насекомыми связано и с развитием у них особых форм движения различного рода органов, имеющих назначением захватывание насекомых.

Хронологически проблема перекрестного оплодотворения у растений является наиболее ранней ботанической темой, к разрешению которой обратился Дарвин,— первоначально с целью монографического изучения одного из наиболее ярких примеров образования целесообразных

приспособлений у организмов под действием естественного отбора, а позже — для доказательства важного биологического значения перекрестного оплодотворения и вредности длительного или постоянного самооплодотворения.

Эта группа работ в том порядке, в каком они хронологически выходили («Опыление орхидей», «Перекрестное опыление и самоопыление» и «Различные формы цветов»), и включена редакцией в состав шестого и первой половины седьмого томов. Две работы о движениях у растений («Лазящие растения» и «Способность растений к движению») составляют содержание восьмого тома. «Насекомоядные растения» входят во вторую половину седьмого тома, примыкая, таким образом, к работам о движениях растений.

Что касается мелких статей и заметок, то они включены, также по тематическому признаку, в соответствующие тома, но, как и в других томах настоящего издания, расположены в конце тома в хронологическом порядке. Не даны переводы тех статей, которые в переработанном виде были включены впоследствии Дарвином в его большие монографии, а также несколько заметок, английские оригиналы которых не удалось разыскать в наших библиотеках. Переводы их, если удастся получить английские оригиналы, будут даны в одном из последних томов нашего издания.

В дореволюционных русских изданиях сочинений Дарвина и в первом советском издании, вышедшем под редакцией М. Н. Мензбира, были даны переводы только трех из шести ботанических монографий Дарвина: «Опыление орхидей», «Лазящие растения» и «Насекомоядные растения». Эти три работы широко известны у нас. Для настоящего издания использованы старые переводы, вновь сверенные с английскими подлинниками и значительно переработанные и улучшенные. Работа «Способность к движению у растений» вышла в России в 1882 г. в очень плохом переводе; для нашего издания был выполнен новый перевод Н. А. Любинским. Работа «Перекрестное опыление и самоопыление» впервые на русском языке была издана в 1939 г. в переводе В. А. Рыбина и Л. Н. Кохановской. Этот перевод был вновь сличен с английским текстом В. А. Рыбиным, предоставившим его для настоящего издания. Работа «Различные формы цветов», переведенная А. П. Ильинским, появляется в нашем издании впервые в русском переводе. Все статьи и заметки также появляются впервые на русском языке в настоящем издании.*

История создания Дарвином его ботанических работ и анализ их исторического значения подробно освещены в статьях и комментариях к каждому из трех томов. Нет необходимости поэтому останавливаться здесь на их выдающемся значении для правильной постановки и разрешения важнейших проблем биологии и физиологии растений. Расцвет в нашей стране мичуринской биологии, извлекшей из забвения и творчески развивающей наследие Дарвина, свидетельствует о неувядаемом значении ботанико-эволюционных работ гениального основоположника материалистического эволюционного учения, полный свод которых советский читатель впервые получает теперь.

* В русском переводе появилась лишь статья Дарвина «О половых взаимоотношениях трех форм *Lythrum salicaria*» (1865) («Яровизация», 1939, № 5—6), но так как она целиком была включена Дарвином в его работу «Различные формы цветов», то в нашем издании она не дана.

ОПЫЛЕНИЕ
И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ
РАСТЕНИЙ



ВЕЛИКИЙ ЗАКОН ПРИРОДЫ

В настоящем томе «Сочинений» Чарлза Дарвина печатаются две замечательные работы великого естествоиспытателя — «Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми» и «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире», а также ряд статей и заметок об опылении и оплодотворении растений, которые Дарвин публиковал в различных научных журналах на протяжении 27 лет, начиная с 1855 г.,—последняя из них увидела свет лишь в 1883 г., уже после смерти гениального творца эволюционного учения. Таким образом, советский читатель получает возможность в данном томе «Сочинений» познакомиться со всем ходом развития идей Дарвина по вопросам оплодотворения растений.

В зародыше руководящие мысли, положенные Дарвином в основу этих работ, мы находим уже в первых его черновых набросках по вопросам эволюционного учения (см. 3-й том настоящего издания, где напечатаны «Записная книжка» 1837 г., «Очерки» 1842 и 1844 гг. и Протокол Линнеевского общества 1858 г.). Но с особенной четкостью главнейшие положения дарвиновской концепции оплодотворения растений сформулированы им в гениальном его сочинении «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859). Так, например, в четвертой главе этого произведения мы читаем: «На основании... различных соображений и многочисленных специальных фактов, которые я собрал,... можно, повидимому, заключить, что как у животных, так и у растений скрещивание между отдельными особями, время от времени повторяющееся, является широко распространенным, если только не всеобщим, законом природы» (Ч. Дарвин. Сочинения. Изд. АН СССР, т. 3, стр. 343, М.—Л., 1939).

Проанализировав во время подготовки своего основного труда огромный фактический материал, Дарвин—на практике работы животноводов и растениеводов — убедился, что у животных и растений скрещивание между особями различных разновидностей или между особями одной и той же разновидности, но имеющими различное происхождение, сообщает потомству особенную конституциональную силу и плодовитость. С другой стороны, скрещивание в близких степенях родства сопровождается уменьшением конституциональной силы и плодовитости породы. Это дало Дарвину основание формулировать следующий вывод: «Одних этих фактов было достаточно, чтобы побудить меня *признать в качестве общего закона природы*, что ни одно органическое существо не ограничивается самооплодотворением в бесконечном ряду поколений, но что, напротив, скрещивание с другой особью время от

времени — быть может через длинные промежутки времени — является необходимым» («Сочинения», т. 3, стр. 340—341. Подчеркнуто нами.— *И. Г.*).

Широкая распространенность в природе перекрестных оплодотворений и замечательные приспособления, способствующие перекрестному опылению и препятствующие самоопылению, демонстрируются Дарвином в ряде работ, начиная с его статей об органах растений, выделяющих нектар, и об опылении мотыльковых растений, опубликованных в 1855—1858 гг. Но особой глубины анализ приспособлений к перекрестному опылению достигает в знаменитом сочинении Дарвина «Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми», первое издание которого вышло в 1862, а второе — в 1877 г.

В этом замечательном труде Дарвин показывает, какие приспособления в структуре цветка орхидей развились в процессе эволюции путем естественного отбора, показывает, из какого «материала» исторически возникли эти приспособления, какие этапы проходило их развитие, какова их эффективность, каковы границы их действия. Уже в этом своем труде Дарвин ясно показывает творческую роль взаимодействия организма и среды, взаимодействия насекомых-опылителей и растений в создании этих замечательнейших приспособлений. От этой превосходной работы Дарвина берет начало современная биология цветка — важнейший раздел ботаники и биологической науки в целом.

Изучение замечательных приспособлений растений к перекрестному опылению должно было с необходимостью привести Дарвина к постановке вопроса о том, какую пользу может приносить растению перекрестное оплодотворение. Насколько интересовал Дарвина этот вопрос, видно из того, что на протяжении всей своей научной деятельности он неоднократно возвращается к нему, а под конец своей жизни ставит обширные эксперименты, которые должны были привести к разрешению этого вопроса. В своей «Автобиографии» Дарвин пишет: «Осенью текущего 1876 года я выпущу в свет книгу «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире». Книга эта составит дополнение к «Опылению орхидей»; там я показал, как совершенны средства для достижения перекрестного оплодотворения; здесь я покажу, как важны его последствия» (Иллюстрированное собрание сочинений Чарлза Дарвина. Изд. Ю. Лепковского, т. I, стр. 38, М., 1907).

Работа Дарвина о перекрестном оплодотворении вышла из печати первым изданием в 1876 и вторым — в 1878 г. В ней изложены кропотливые, многочисленные и исключительно убедительные одиннадцатилетние опыты, которые Дарвин проводил с целью доказательства того, что растения, развившиеся из семян, которые образовались в результате самооплодотворения, менее рослы и вообще менее сильны, чем растения, выросшие из семян, которые были получены путем скрещивания, и что это явление наблюдается у растений, уже начиная с первого поколения.

Установив это явление большего роста, веса, плодовитости, стойкости,— одним словом, большей жизненности растений, полученных в результате перекрестного оплодотворения, по сравнению с растениями, возникшими в результате самооплодотворения, Дарвин вскрывает причины благоприятного действия перекрестного опыления.

Дарвин различал три тесно связанные друг с другом причины благоприятного действия перекрестного опыления. Первой из них является чувствительность половых элементов к воздействиям среды. Уже в предыдущих трудах Дарвина, особенно подробно в его сочинении «Изменения животных и растений в состоянии одомашнения», им было установлено, что изменчивость организмов и унаследование потомками признаков, приобретаемых организмом в процессе его жизнедеятельности, теснейшим образом связаны с большой восприимчивостью, с большой чувствительностью половых элементов, как у животных, так и у растений, к условиям существования, к воздействиям среды.

Эту мысль Дарвин развивает и в своем сочинении о «Действии перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире». Так, например, он пишет здесь: «Едва ли в природе существует что-либо более удивительное, чем чувствительность половых элементов к внешним влияниям и чем тонкость их взаимного сродства. Мы усматриваем это в том, что небольшие изменения в жизненных условиях являются благоприятными для плодовитости и мощности родителей, в то время как некоторые другие, притом небольшие, изменения делают их совершенно стерильными, без какого-либо заметного вреда для их здоровья. Мы видим, как чувствительны должны быть половые элементы тех растений, которые являются вполне стерильными при опылении своей собственной пыльцой, но фертильными при опылении пыльцой какой-либо другой особи того же самого вида» (см. этот том, стр. 625).

С этим теснейшим образом связана и вторая причина положительного действия перекрестных оплодотворений на конституциональные особенности растений и на их плодовитость. Дарвин подчеркивает, что причиной полезного эффекта является не скрещивание само по себе, а то обстоятельство, что скрещивающиеся особи развивались в несколько различных условиях существования. Если мы учтем, что изменчивость всего организма находится в самой глубокой зависимости от условий его существования, и особенно — указанную выше большую чувствительность половой системы и половых элементов организма к условиям существования, то становится совершенно очевидным, что организмы, которые развивались хотя бы в несколько отличающихся друг от друга условиях среды, должны и в отношении своих половых элементов приобрести относительно различные особенности.

И вот именно эта дифференциация половых элементов, эти небольшие отличия их, возникшие под влиянием условий существования, и явятся причиной полезного эффекта, наблюдаемого при перекрестном оплодотворении, или, вообще говоря, при всякого рода более или менее отдаленных скрещиваниях. Там, где этой дифференциации нет или где она ничтожно мала, в случаях, когда организмы самоопыляются или когда скрещиваемые организмы длительное время воспитывались в совершенно одинаковых условиях,— там мы не увидим и полезного эффекта от скрещивания. По этому поводу Дарвин пишет: «Преимущества от перекрестного опыления не являются следствием какой-то таинственной силы, проистекающей от одного только соединения двух различных особей, но являются следствием того, что подобные особи подвергались на протяжении предыдущих поколений действию различных условий, или следствием того, что они изменились тем путем, который обычно называется произвольным; таким образом, как в том,

так и в другом случае их половые элементы должны были в известной степени претерпеть дифференциацию... неблагоприятное действие самоопыления является следствием отсутствия подобной дифференциации половых элементов» (см. этот том, стр. 610).

Наконец, Дарвин характеризует третью причину, обеспечивающую полезную эффективность перекрестных оплодотворений. Он делает замечательно правильное обобщение, согласно которому организм легче подвергается изменениям на ранних этапах своего развития в ранний период жизни. В жизни организма бывают периоды, когда он легче доступен воздействиям окружающей среды, более пластичен, с большей легкостью может быть изменен. Дарвин говорит об этом следующим образом: «Слияние половых элементов двух дифференцированных особей должно влиять на всю конституцию в очень ранний период жизни, в то время, когда организация [вновь возникшего организма] является в высшей степени гибкой. Более того, мы имеем основание считать, что измененные условия обыкновенно действуют неодинаково на различные части или органы одного и того же индивидуума; если мы, далее, допустим, что эти уже несколько дифференцировавшиеся части действуют друг на друга, то гармония между благоприятным действием, которое оказывают на особь измененные условия, и благоприятным действием, обусловленным взаимодействием дифференцированных половых элементов, станет еще более близкой» (см. этот том, стр. 617—618).

Таким образом, Дарвин, анализируя причины полезного действия перекрестного оплодотворения, обнаруживает очень глубокое понимание единства, существующего между организмом и условиями его существования. Роль среды в дифференциации половых элементов организма, в наследственности и ее изменчивости, конкретные пути унаследования признаков, приобретаемых организмом в процессе его жизнедеятельности,— все это превосходно показано Дарвином в его труде о перекрестном опылении и самоопылении у растений. Отдельные недочеты дарвиновских представлений по этим вопросам, допущенные им в более ранних его произведениях, в том числе и в «Происхождении видов», в значительной мере подвергнуты Дарвином пересмотру и исправлению в сторону более правильных воззрений в его труде о «Действии перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире», в котором читатель найдет превосходный материал о творческой роли условий существования в жизнедеятельности организма.

Вскрыв причины пользы от скрещивания неродственных организмов, Дарвин дает практическим деятелям следующий совет: «...тот, кто желает скрестить близкородственных между собою животных, должен содержать их в возможно различных условиях. Небольшое число животноводов, руководствуясь своей острой наблюдательностью, поступало согласно этому принципу и содержало линии одних и тех же животных в двух или большем числе хозяйств, удаленных друг от друга и расположенных в различных условиях. Затем они спаривали особей из этих хозяйств, получая при этом превосходные результаты» (см. этот том, стр. 620). Дарвин ссылается также на практику «обмена семян» и завоза семян из местностей, несколько отличающихся друг от друга по своим природным условиям.

Уже из приведенных выше высказываний Дарвина с несомненностью следует, что произведения его, собранные в настоящем томе, представ-

ляют исключительный интерес для советского читателя. Их большое принципиальное значение видно также из следующего.

Известно, что вейсманистское (менделевско-моргановское) направление в биологической науке завело многих исследователей в беспросветный тупик. Публикуемые в этом томе работы Дарвина были объявлены вейсманистами «устаревшими» и преданы забвению. В противоположность дарвиновскому пониманию оплодотворения и значения наследственной неоднородности для повышения жизненных свойств животных и растений был выдвинут постулат, гласящий, что поддержание близкокровности (чистолинейности) как в селекции растений, так и в селекции животных должно быть основой для работы селекционера. Этот постулат представлял собой прямой вывод из реакционной вейсманистской концепции наследственности, с ее представлениями об автономности зародышевой плазмы, независимости этой плазмы от условий существования.

В результате применения этих реакционных воззрений в практической работе десятки лет деятельности селекционеров ушли на пустое занятие инцухтом, инбридингом сельскохозяйственных животных и растений. Кроме вреда, реакционные теории морганистов и основанная на них практика инбридинга ничего не принесли. Больше того, некоторые из морганистов, проработавшие методами инбридинга в течение 25—30 лет, вынуждены были заявить, что их теории потерпели полный крах и не только не дали положительных результатов для практики, но нанесли ей ущерб.

Решительный удар по морганизму и в этой области был нанесен работами академика Т. Д. Лысенко по внутрисортовому скрещиванию растений-самоопылителей. Т. Д. Лысенко впервые широко поставил эту проблему в 1935 г. В процессе селекционной работы с растениями-самоопылителями Т. Д. Лысенко установил, что эти растения (например, сорта пшеницы) с течением времени вырождаются и сходят с арены. Причина этого явления — действие самоопыления, ведущего к установлению однообразия наследственных свойств организма, к понижению его жизнеспособности в результате сглаживания противоречий в развивающемся организме. Вскрыв, таким образом, причину вырождения растений - самоопылителей, Т. Д. Лысенко указал путь к ликвидации этого вредного явления. Им был предложен метод внутрисортового скрещивания растений-самоопылителей, а позже и метод межсортового переопыления, в том числе и той группы растений - перекрестноопылителей, у которой «хозяйственные требования, предъявляемые к данному растению, совпадают с биологическими требованиями, с биологической приспособленностью организма» (Т. Д. Лысенко. Агробиология. М., 1949, стр. 292).

Ярким представителем этой группы растений является, например, рожь, у которой ограничение перекрестного опыления или чужеопыления хозяйственно не только не будет полезным, но в некоторых случаях может оказаться вредным. Т. Д. Лысенко исходил при этом из правильных дарвиновских представлений, опирался на них и творчески развивал их на основе мичуринских взглядов на избирательность процессов оплодотворения.

Эти работы Т. Д. Лысенко были встречены в штыки представителями реакционного менделизма-морганизма. И в этом не было ничего удивительного, так как взгляды и работы Т. Д. Лысенко резко противоречили

всей менделистско-морганистской концепции инбридинга и аутридинга. Поэтому сторонники менделизма-морганизма утверждали, что скрещивание в пределах сорта ничего не даст, что, например, ликвидация километровой зоны изоляции у ржи, которая раньше практиковалась в семеноводстве, приведет к потере «сортовой чистоты», и т. п.

Жизнь полностью опровергла измышления и страхи менделистов-морганистов. Мичуринцы экспериментально доказали, что внутрисортовые скрещивания растений-самоопылителей благотворно влияют на повышение жизненности этих растений, их устойчивости к перезимовкам, устойчивости к заболеваниям, а также повышают их урожайность. Было показано далее, что при свободном межсортовом переопылении как у пшеницы, так и у ржи не теряется, а, как правило, в то же время и сохраняется — при повышении жизненности — и сортовая типичность.

Учение Дарвина о пользе перекрестного оплодотворения, развитое Т. Д. Лысенко, прочно вошло в селекционную и семеноводческую практику нашей страны. Ряд других методов (как, например, искусственное дополнительное опыление) также основан на воззрениях, развитых Т. Д. Лысенко. Интересно отметить, что некоторые зарубежные исследователи и практические деятели начинают широко пользоваться в своей селекционной и семеноводческой практике указанными методами, умалчивая, однако, о том, что эти методы разработаны советскими биологами-мичуринцами, возглавляемыми Т. Д. Лысенко.

Развивая в своих исследованиях теоретические представления Дарвина о значении перекрестного оплодотворения, показывая их огромное значение для семеноводства, для создания новых сортов полезных растений и новых пород домашних животных, Т. Д. Лысенко одновременно углубил и понимание жизненности и наследственности организма. Он показал, что эти свойства одного и того же живого тела неразрывно связаны друг с другом, но все же не тождественны. И теоретически и практически понятия жизненности и наследственности необходимо различать.

«Наследственность (порода), — говорит Т. Д. Лысенко, — это свойство, порождаемое качеством исходного для тела организма зачатка, — развиваться в относительно определенном направлении, иметь определенный тип обмена веществ, для чего требуются относительно определенные условия жизни» (Т. Д. Лысенко. Трехлетний план развития общественного колхозного и совхозного продуктивного животноводства и задачи сельскохозяйственной науки. Сельхозгиз, М., 1949, стр. 24).

С другой стороны, характерной чертой жизненного процесса организма является «внутренняя необходимость живого быть в неразрывном единстве с определенными условиями внешней среды, с условиями жизни. Чем с большей необходимостью оно ассимилирует — уподобляет себе определенные условия внешней среды, тем более жизненно данное тело, более интенсивен жизненный процесс» (Т. Д. Лысенко. Трехлетний план развития... животноводства..., стр. 25).

Что же лежит в основе жизненности организма? На этот вопрос можно, вслед за Дарвином, ответить: жизненность организма определяется половым процессом и чем больше—конечно, до известных пределов — различия между объединившимися в процессе оплодотворения половыми клетками, тем больше и степень жизненности организма.

Эти противоречия объединяющихся половых элементов и являются физиологической основой жизненности развивающегося организма.

Отсюда становится ясной и биологическая роль ядра, хромосом и других структурных элементов клетки. Т. Д. Лысенко следующим образом поясняет их значение: «Основная биологическая роль ядра, его хромосом и других ядерных элементов как половых, так и неполовых клеток именно и заключается в создании при оплодотворении разных клеток (ядер) одного, единого, биологически противоречивого тела, а это и есть жизнеспособность тела. Но жизненный процесс, развитие, превращение живого тела существует только в единстве этого тела с определенными условиями внешней среды. Характер потребности в этих условиях внешней среды определяется качеством живого тела, т. е. его наследственностью» (Т. Д. Лысенко. Трехлетний план развития... животноводства..., стр. 26).

Эти представления Т. Д. Лысенко являются основой для мичуринской теории оплодотворения, которая строится на методологически правильных, диалектико-материалистических положениях и на обширной практической работе советских животноводов и растениеводов по улучшению природы животных и растительных форм.

Буржуазные биологи, упорно придерживающиеся научно несостоятельных представлений морганистской генетики, на протяжении многих лет своей работы не сумели дать ничего ценного ни теории вопроса, ни практике. Современные представления генетиков-морганистов об оплодотворении — это в сущности перепевы идеалистической вейсмановской теории амфимиксиса, извращающей материалистические дарвиновские воззрения.

Дарвиновское учение об оплодотворении остается исключительно жизненным, подтвержденным в своей глубокой научной правильности всем дальнейшим ходом развития науки. Тем печальнее, что эта, одна из наиболее важных и жизненных сторон дарвинизма подвергается необоснованным нападкам даже со стороны некоторых советских биологов.* Воззрения Дарвина по вопросу о полезном значении для организмов перекрестного оплодотворения и вредном действии продолжительного или, тем более, непрерывного самоопыления с честью выдержали испытание времени!

Перечитывая прекрасные творения великого биолога, советский читатель найдет на их страницах глубокие, нестареющие мысли. Эти мысли дороги нашему читателю, каждому советскому биологу и агроному потому, что они в своей основе верны, потому, что они созвучны великим делам нашей мичуринской биологической науки, поднявшей и развивающей дальше наиболее ценные материалистические идеи той энциклопедии биологической мысли, имя которой дарвинизм.

* Мы имеем в виду доцента С. С. Хохлова, который выпустил книгу, озаглавленную «Перспективы эволюции высших растений» (Саратов, 1950). В этой книге Хохлов развивает очень последовательную и целостную, но совершенно несостоятельную концепцию, согласно которой основным направлением в эволюции растений якобы является угасание полового размножения и переход к бесполосеменному размножению, «освобождение размножения растений от оков полового процесса». Вряд ли приходится доказывать после всего, о чем говорилось выше, что подобная точка зрения является антидарвинистической и антимичуринской, как бы Хохлов ни прикрывал ее многочисленными цитатами из произведений Дарвина, Мичурина и Лысенко.

Советские биологи не принадлежат к касте копиистов. Им присуще творческое дерзание. Исходя из работ Дарвина, они творчески развивают дарвинизм, очищая это замечательное учение от отдельных, подчас наносных и неверных положений. В этом направлении уже многое сделано, но еще больше предстоит сделать. «Тайны» процесса оплодотворения растений и животных советской агробиологической наукой вскрыты в основных, общих чертах. На очереди задача — показать все тонкости, все нюансы действия «великого закона природы» в растительном и в животном мире. Разрешив эту задачу в деталях, мы сумеем еще лучше управлять интимными процессами оплодотворения с целью создания в более короткие сроки новых, высокопродуктивных пород домашних животных и сортов культурных растений.

И. Е. Глущенко

ПРОБЛЕМА ОПЛОДОТВОРЕНИЯ РАСТЕНИЙ В ЕЕ ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ

Проблема оплодотворения, — одна из основных проблем биологии, — имеет выдающееся теоретическое и практическое значение. Изучение пола и процессов оплодотворения у растений шло своими особенными и, нужно сказать, весьма сложными, извилистыми путями.

Ряд основных представлений по вопросам пола и оплодотворения растений был выработан еще в XVIII и в первой половине XIX века, но эти правильные представления игнорировались многими учеными, и широко распространенными оставались весьма отсталые, неправильные взгляды. Спорного, неясного, противоречивого в этой области биологической науки было значительно больше, чем во многих других областях.

Только во второй половине прошлого века, после работ Дарвина и ряда выдающихся естествоиспытателей, среди которых ведущая роль принадлежала русским ученым, разработка проблемы оплодотворения растений вышла на правильный путь, хотя борьба с реакционными идеями снова разгорелась уже на новой основе.

Мы не предполагаем дать здесь полной истории рассматриваемой проблемы, не будем, например, входить в детали эмбриологической и цитологической стороны проблемы, и сосредоточим наше внимание в первую очередь на тех вопросах, которые были подняты трудами Дарвина, т. е. на вопросах биологии оплодотворения и значения перекрестного опыления и самоопыления растений. При этом мы позволим себе несколько меньшее место уделить историческим фактам, достаточно хорошо известным, и подробнее остановимся на фактах, в меньшей степени затронутых историками науки или нуждающихся в новой критической оценке.

Истории исследований Дарвина по биологии оплодотворения растений и анализу значения его трудов в этой области мы предпошлем рассмотрение додарвиновской литературы по вопросам пола и оплодотворения растений, причем попытаемся проанализировать и передовые взгляды русских ученых XVIII и первой половины XIX веков по этим вопросам. В дальнейшем мы проанализируем вопрос о том, как были восприняты и развиты идеи Дарвина по вопросам биологии оплодотворения растений, и, наконец, рассмотрим мичуринский этап в разработке проблемы оплодотворения растений.

ВОПРОСЫ ПОЛА И ОПЛОДОТВОРЕНИЯ РАСТЕНИЙ В ДОДАРВИНОВСКИЙ ПЕРИОД. ПЕРЕДОВЫЕ ВЗГЛЯДЫ РУССКИХ УЧЕНЫХ ПО ЭТИМ ВОПРОСАМ

Представления о наличии пола у растений мы находим уже в весьма отдаленном прошлом. Эти представления, однако, носили весьма неопределенный характер, и в понятие «пола растений» вкладывалось обычно иное содержание, чем мы это делаем сейчас. Начало действительно научной разработки вопроса о поле у растений, теснейшим образом переплетавшейся с первыми опытами по гибридизации растений, относится к концу XVII в. Нет возможности в рамках статьи приводить большое количество имен ученых, разрабатывавших начиная с этой эпохи вопрос о поле у растений. Остановимся только на главных этапах разработки данной проблемы. Известный английский натуралист Н. Грю весьма подробно описал тычинки, пыльцевые зерна, пестик и семяпочки, семена растений, констатировал наличие мужского и женского пола у растений и необходимость действия пыльцы на пестик для зарождения нового растительного организма (1676 г. и след.).

Хотя Грю допустил при этом ряд ошибок и неверных аналогий с животными, но тем не менее его взгляды, как и воззрения его современника Дж. Рея (1686), сыграли положительную роль. По некоторым данным, к 1678 г. относятся и первые попытки экспериментального доказательства наличия пола у растений, осуществленные смотрителем оксфордского ботанического сада Я. Бобартом, который показал на двудомном гвоздичном *Lychnis dioica* L. необходимость пыльцы, вырабатываемой в мужских цветах, для образования семян в женских цветах. К 1694 г. относится также известное письмо Р. Камерариуса «De sexu plantarum», в котором приведены весьма точные экспериментальные доказательства наличия пола у растений. Камерариус правильно характеризовал цветы обоеполые и однополые, двудомность и однодомность, значение пестиков и тычинок и, поставив опыты на *Mercurialis annua* и других растениях, доказал необходимость опыления женских частей растения для образования жизнеспособных семян. Представление о наличии пола у растений нашло ряд сторонников и пропагандистов во Франции в лице К. Жоффруа (1711), Вайана (1717) и др.

Положительную роль в разработке вопроса о поле у растений сыграли труды одного из самых влиятельных ученых XVIII века — К. Линнея. Некоторые историки биологии, например, Сакс (Sachs, 1875, стр. 93—95), склонны были почти целиком отрицать значение работ Линнея в этой области. Это, однако, неверно. Линней защищал учение о поле растений в «Fundamenta botanica» (1735), в своем исследовании о поле растений, получившем премию Петербургской Академии Наук (1760), и в других трудах.

Помимо того, что идея наличия пола у растений отображена в его системе растительного мира (значение этого не следует недооценивать), Линней лично произвел много наблюдений над опылением растений, поставил опыты для уяснения процесса оплодотворения с 11-ю видами растений (*Mirabilis jalappa*, *Antholiza Cunoniana*, *Clutia tenella* и др.); хорошо известны и его опыты по получению межвидовых гибридов. В «Amoenitates academiae» в 1749—1776 гг. при его непосредственном

участии печатались работы его учеников, среди которых ряд работ был посвящен вопросам, имевшим прямое отношение к проблеме пола у растений.

Современные исторические исследования обнаружили около сорока натуралистов и практических деятелей сельского хозяйства XVIII века, которые ставили опыты по гибридизации и выяснили значение опыления растений. Особенную известность получили работы Брэдли (Bradley, 1717), Гледича (Gleditsch, 1749) и др. А ведь исследования по гибридизации в эту эпоху теснейшим образом переплетались с доказательствами наличия пола у растений. Особенно большое значение для разработки данной проблемы имели исследования Кёльрейтера (1761—1766 и др.) и Шпренгеля (1793 и 1811).

Сжатую характеристику исследований Кёльрейтера можно свести к следующим пунктам: 1) Кёльрейтер провел в большом масштабе опыты по получению гибридов в родах Nicotiana, Verbascum, Dianthus, Mirabilis, Digitalis, Melandryum, Lycium и др.; 2) особенно большое научное значение имели его прекрасные эксперименты по получению межвидовых гибридов в роде Nicotiana между *N. rustica* и *N. paniculata*; на этих гибридах Кёльрейтер сумел изучить различные свойства гибридных растений, их плодовитость, наследование различных особенностей, результаты реципрокных скрещиваний и т. д.; 3) Кёльрейтер изучил пыльцу, ее форму, некоторые видоизменения, которые она претерпевает на рыльце (пыльцевых трубок он не знал), количество ее, необходимое для оплодотворения; так, для оплодотворения 30 семяпочек *Hibiscus trionum* он полагал необходимым 50—60 пыльцевых зерен; Кёльрейтер пытался понять характер взаимодействий пыльцы и рыльца (см. дальше); 4) Кёльрейтер дал своеобразную классификацию явлений опыления; он различал: опыление без посторонней помощи, с помощью ветра или насекомых, в результате легкого или сильного сотрясения, в результате комбинированных способов и т. д.; 5) Кёльрейтер весьма глубоко понял роль насекомых как опылителей и приблизился даже к пониманию взаимной приспособленности структуры цветов и насекомых (например, у Viscum); отметим попутно, что роль насекомых как опылителей была до Кёльрейтера описана Миллером (Ph. Miller, 1721); Кёльрейтер изучил нектар, выделяемый растениями, и его значение; 6) Кёльрейтер изучил раздражимость частей цветка, движения тычинок, которые он, правда, неправильно истолковывал, как приспособления к самоопылению (например, у *Ruta graveolens*); 7) Кёльрейтер заметил на Epilobium, Polemonium и мальвовых явление разновременности созревания тычинок и пестиков, дихогамию, но не сумел оценить значения этого явления (см. ниже); вообще, Кёльрейтер заметил различие между чужеопылением и самоопылением, но первому не придавал значения, считая основной формой опыления самоопыление. Шпренгель правильно критикует Кёльрейтера за то, что он понимал дихогамию как нечто редкое и случайное (Sprengel, 1793, стр. 227).

В конце своей научной деятельности Кёльрейтер задумался над вопросом о значении перекрестного опыления и в связи с этим писал о мальвовых: «В родах Althaeae, Alceae, Malvae, Lavatere и др. обычно, когда рыльца появляются и остаются открытыми, всякий раз пыльца из пыльников, принадлежащих данному цветку, оказывается уже совершенно израсходованной насекомыми; тычинки остаются уже исчерпанными и увядшими; но, с другой стороны, всегда наготове другие

свежие цветки, чтобы произвести опыление; также не допускается, чтобы когда-либо оплодотворение было произведено своей пыльцой, потому что шиповатые пылинки сплетаются между собой подобно репейнику, скрепляются друг с другом и не могут быть перенесены в другое место ни напором ветра, ни тем более своими силами. Возникает, естественно, вопрос, не скрывается ли что-либо в том, что подобного рода цветки никогда не оплодотворяются своей собственной пыльцой, но всегда оплодотворяются пыльцой других цветков своего же вида. Безусловно, природа ничего не совершает напрасно» (1811, стр. 198). Однако дальше постановки этого вопроса Кёльрейтер не пошел.

Оценивая заслуги этого выдающегося исследователя, нужно сказать, что они в очень сильной степени продвинули научную постановку всей проблемы пола растений. Они утверждали идею наличия пола у растений и намечали ряд плодотворных путей для ее разработки. Был у Кёльрейтера и ряд ошибочных представлений: его телеологизм, отрицание возможности естественной гибридизации и т. п., но главное в его трудах — это множество опытов и метких наблюдений, способствовавших прогрессу науки.

Очень велико и значение исследований Х. К. Шпренгеля. В главном труде Х. К. Шпренгеля «Раскрытая тайна природы в строении и оплодотворении цветов» (1793 г.) описаны структура цветка и процессы опыления у 461 изученного им вида растений. На 25 таблицах и титуле его труда дано 1117 рисунков цветов. Весь этот огромный материал является результатом детальных исследований, произведенных Шпренгелем в природе, терпеливых наблюдений и глубокого осмысливания добытых таким трудом материалов. Основное значение работы Шпренгеля заключается в тончайшем анализе всей структуры цветка с точки зрения приспособления цветка к перекрестному опылению при помощи насекомых. В известном смысле главное в цветке — это нектар, и все части цветка приурочены к производству нектара, его хранению, его защите от неблагоприятных влияний и к тому, чтобы привлечь к нему и сделать его доступным для определенных насекомых, причем в такой форме, чтобы насекомые-посетители способствовали опылению цветка. Блестящий анализ «механизмов цветка» и процессов опыления Шпренгель дает для *Aristolochia clematitis*, *Salvia pratensis*, видов Passiflora, Iris и др. Первые краеугольные исследования Шпренгеля, положенные в основу его теории цветка, были проведены над *Geranium sylvaticum*, *Myosotis palustris*, *Orchis latifolia* и *Orchis morio*, видами Iris, *Epilobium angustifolium* и *Euphorbia cyparissias*.

Шпренгель обнаружил у многих растений, изучил и правильно оценил явление дихогамии. В 1790 г. он находит протерандрию у *Epilobium angustifolium*, а в 1791 г. протерогинию у *Euphorbia cyparissias*. «Мужеско-женскую дихогамию» (как он называет протерандрию) он изучил примерно на 50 видах и на нескольких видах исследовал «женско-мужескую дихогамию» (т. е. протерогинию). Анализ биологического смысла всех морфологических и функциональных особенностей цветка позволил Шпренгелю создать «теорию цветка», которая и поныне сохраняет свое значение уже как «шпренгелевско-дарвиновская теория цветка». Наука отбросила наивно-телеологические трактовки Шпренгеля, но оставила в силе «рациональную телеологию», материалистически разъяснив ее смысл теорией естественного отбора. Шпренгель так характеризует значение своей работы: «То обстоятель-

ство, что насекомые участвуют в оплодотворении цветков, было замечено само по себе другими... Но никто не показал, что вся структура цветка, выделяющего нектар, отвечает этой конечной цели и полностью может быть объяснена, исходя из этого... каждый отдельный такой цветок может быть оплодотворен не собственной пыльцой, но только пыльцой другого цветка» (Ch. Sprengel, 1793, стр. 17—18). Шпренгель приходит к общему выводу, который формулируется им следующим образом: «Так как очень многие цветы раздельнополые и так как, вероятно, по меньшей мере такое же количество обоеполых цветов является дихогамистами, то кажется, что природа не хотела, чтобы какой-либо цветок оплодотворялся своею собственной пыльцой» (1793, стр. 43).

В 1811 году вышла вторая небольшая работа Шпренгеля (совершенно забытая историками биологии), озаглавленная «О пользе пчел и необходимости их разведения» (Sprengel, 1811). В этой работе Шпренгель делает ряд важных дополнений к своему основному труду. Здесь дается подробное описание ряда ветроопыляемых растений (береза, орешник, конопля и др.), описывается зависимость опыления гречихи от пчел, приводятся новые наблюдения над нектароносными растениями (сливы, абрикосы, арбузы, салат и др.), описывается явление самобесплодия у некоторых яблок, смородины, фиалок и т. д. Таково вкратце значение трудов этого выдающегося натуралиста, по достоинству оцененное только спустя полстолетия Ч. Дарвином.

Оценивая в историческом аспекте значение работ Кёльрейтера и Шпренгеля, можно сказать так. Кёльрейтер (и в меньшей степени некоторые его предшественники) подвел фундамент под учение о поле у растений и, в частности, под учение о формах опыления растений. Шпренгель разгадал «тайну цветка», поняв его устройство как замечательного орудия перекрестного опыления и показав широчайшее распространение, даже господство, в природе этой формы опыления. На очереди настоятельно стоял следующий вопрос: если перекрестное оплодотворение столь широко распространено, то в чем же его выгоды для организма? На этот вопрос пытались ответить Найт и другие ученые, но разрешил его, как и ряд других вопросов биологии оплодотворения, только Дарвин. Такова логика развития проблемы, хотя реальная история исследования отнюдь не укладывается в столь стройную схему.

Обратимся к работам Найта, английского сельскохозяйственного деятеля и натуралиста, известного выведением (методами гибридизации и отбора) ряда новых сортов плодовых и овощных культур, а также своими работами по экспериментальному морфогенезу растений. Имя Найта получило особенно широкую известность благодаря тому, что некоторые историки биологии утверждали, будто Найт первый сформулировал идею о биологических выгодах перекрестного опыления, позже развитую Дарвином, и даже говорили в этой связи о «законе Найта — Дарвина». Действительно, свыше 150 лет назад, в 1799 г., в одной из своих статей, опубликованных в трудах Лондонского Королевского Общества, Найт отметил «стимулирующий эффект скрещивания» и провозгласил, что «природа позаботилась о том, чтобы мог происходить половой обмен между соседними растениями одного и того же вида» (Th. A. Knight, 1799, стр. 202). Мысль эта, в общем, является правильной, но встает ряд вопросов: каким образом Найт пришел к этой мысли, какие выводы он из нее делал и действительно ли

он был первым исследователем, заметившим существование в живой природе указанной закономерности?

Представляет значительный интерес то обстоятельство, что серьезнейший вклад в биологическую науку Найт внес, опираясь на свое знание жизни растений, на свой богатейший опыт практической работы в сельском хозяйстве. Однако, если мы обратимся к упомянутому выше сочинению Найта 1799 года и вдумаемся в логику обоснования им закона, соавтором которого он считается, то мы обнаружим несколько интересных обстоятельств.

Найт ставил свои опыты в целях выяснения вопроса: можно ли наблюдать у растений одновременное влияние на потомство пыльцы двух различных сортов растений в тех случаях, когда пыльца наносится на рыльце в смеси или если пыльца одного сорта наносится на рыльца непосредственно вслед за пыльцой другого сорта (вопрос о так наз. суперфетации). Кроме того, Найт ставит в этой своей работе задачу получения путем скрещивания улучшенных сортов яблок. Для проведения «модельных экспериментов» Найт пользуется горохом, скрещивая различные сорта его. Эти опыты Найта достаточно известны, и мы на них не будем останавливаться. Отметим только, что Найт очень нечетко ставит вопрос о суперфетации и в сущности никак его не разрешает. Но обратим внимание на интересующий нас вопрос. Найт проводит межсортовые скрещивания, отмечает в ряде случаев гетерозис и попутно упоминает о «стимулирующем эффекте скрещивания». Он дает две удачные формулировки. Одну из них мы привели выше, а вторая гласит: «Исследование строения цветов многих растений немедленно обнаруживает, что природа имела в виду нечто большее, чем оплодотворение каждого цветка его собственными мужскими элементами» (1799, 202—203). Найт должен был ответить на этот основной для нас вопрос, разъяснить, что же «имеет в виду природа», в чем смысл и значение перекрестного опыления. И тут Найт дает неожиданный ответ: оказывается, повышение жизненности организма, его силы, стимуляция,— всё это побочные явления, а главное заключается в другом. «Производя этот половой обмен между соседними растениями одного вида, — пишет Найт, — *природа, кажется, имела в виду важную цель*, так как независимо от стимуляции эта связь несомненно служит к тому, чтобы *слить в более узких границах* те вариации, которые произведены случайными свойствами почвы, ее богатством или бедностью» (1799, стр. 203. Подчеркнуто мною.— *И. П.*). И далее Найт подкрепляет эту мысль «с другого конца», обрушиваясь на лиц, признающих естественную межвидовую гибридизацию, и берет под сомнение существование «растительных мулов».

Получается парадоксальное и противоречивое положение. Мы знаем, после исследований Дарвина и после обширных работ исследователей мичуринского направления, что повышение жизненности после «перекрещивания» связано с тем, что организмы, развивающиеся в несколько отличных условиях существования, формируют свою наследственность в той или иной степени по-разному. Именно эти различия, отражающиеся на воспроизводительной системе, и приводят к тому, что сочетание в одной зиготе двух относительно различных по своей наследственности гамет становится основой для противоречивости организма, делает потомство биологически более сильным, более жизненным. Но Найт склонен, наоборот, рассматривать эти различия как

нечто нежелательное в природе, как нечто могущее углубиться и в конечном итоге даже нарушить постоянство видовых форм, и поэтому он чисто телеологически полагает, что *главная цель природы — сгладить эти различия путем скрещивания.* Эта мысль не была случайной для Найта, ибо он был сторонником теологических взглядов на неизменность видов,— случай, не так часто встречающийся в истории науки, когда правильное в общем теоретическое положение доказывается, исходя из совершенно неправильной предпосылки.

К этому нужно добавить еще одно, не лишенное интереса, обстоятельство. Как известно, Дарвин, производя свои опыты, доказавшие преимущества перекрестного опыления, брал растения одного вида и чаще всего одного сорта, часть из них самоопылял, часть переопылял, и затем давал сравнительную оценку результатов. Только такая постановка опытов и могла дать хорошее доказательство преимуществ перекрестного опыления над самоопылением.

Совсем не так поступал Найт. Он брал *разные сорта*, резко отличающиеся по своим признакам, и наблюдал, что при скрещивании, например, высокорослого гороха с низкорослым в потомстве преобладает признак высокого роста, т. е. что сила наследственности одного из родителей по данному и некоторым другим признакам превышает силу наследственности другого родителя. Нетрудно заметить, что и в эксперименте подход Найта несколько иной, чем у Дарвина. Но Найт, приступая к своим экспериментам по суперфетации, имел в виду опыт животноводов, говорящий о вреде длительного внутриродственного разведения и о пользе «приливания свежей крови». Поэтому, получив результаты с горохом, Найт отметил, что у растений так же, как и у животных, наблюдается стимулирующий эффект скрещивания. Найт ставит опыты и с другими растениями (пшеница, яблоня и т. д.), обращая основное внимание на искусственную гибридизацию в целях получения новых сортов и указывая, что скрещивание давало иногда хорошие, а иногда плохие результаты.

Не следует целиком отвергать заслуги Найта, приблизившегося полтораста лет тому назад, пусть несколько «своеобразным» и окольным путем, хотя бы и к смутному пониманию одной из важнейших биологических закономерностей. Но у нас нет оснований и переоценивать его заслуги, считать его соавтором знаменитого закона и говорить о его приоритете. Мы уже приводили выше слова Кёльрейтера, который также смутно чувствовал, что перекрестное опыление дает организму какие-то выгоды; приведем еще соответствующее высказывание Герберта, имя которого в этой связи также упоминает Дарвин.

Герберт высказывается по интересующему нас вопросу следующим образом: «Мне кажется, я извлекал некоторую выгоду, когда оплодотворял цветок, от которого желал получить семена, пыльцой с другого экземпляра той же разновидности, или, по меньшей мере, с другого цветка, но не собственной пыльцой того же самого цветка» (Herbert, 1837, стр. 371). В самой общей форме аналогичную мысль о каких-то преимуществах чужой пыльцы высказывал в 1844 г. также Гертнер. Писал об этом и Г. Лекок (Lecoq, 1862): «Я везде наблюдал, что непрямые оплодотворения [перекрестное опыление] встречаются чаще, чем прямые [самоопыление], даже в гермафродитных цветках... Природа как будто испытывает антипатию к прямым оплодотворениям растений, как и к близкородственным скрещиваниям животных (стр. 75)... Опыты

скрещивания различных особей одного вида производились, как мне известно, только Дарвином на примулах и мною на протяжении многих лет на мирабилис. Я приобрел уверенность, что потомки, происшедшие от этих скрещиваний, были чрезвычайно мощными, значительно более мощными, чем их родители... Некоторые растения, не принимающие собственной пыльцы, могли бы стать плодовитыми, если бы им предлагалась не собственная пыльца, а пыльца другой особи того же вида» (стр. 79).

Этим дело и ограничивается. Дарвин не склонен был переоценивать значения ни работ Найта, ни работ двух других своих «предшественников по закону» — Кёльрейтера и Герберта. Дарвин пишет: «Повидимому, ни один их этих прекрасных исследователей не проникся в достаточной мере сознанием истинности и всеобщности этого закона в такой мере, чтобы настаивать на нем и убедить в этом других» (см. этот том, стр. 267). Не так поступил ряд историков биологии, с легкой руки которых стали говорить о законе Найта — Дарвина. Следовательно, отдавая должное всем указанным натуралистам, мы в то же время должны согласиться с осторожной оценкой Дарвина и не имеем основания считать их «соавторами» знаменитого закона о преимуществах перекрестного опыления, обоснованного Дарвином.

Подводя итоги краткому обзору, посвященному исследованиям проблемы пола и оплодотворения растений в XVIII и в начале XIX в., мы должны притти к выводу, что за этот период было сделано немало, и прежде всего имена Кёльрейтера и Шпренгеля знаменуют несомненно серьезный научный прогресс в этой области биологии.

Однако, для правильной исторической оценки значения работ этих исследователей, мы обязаны также выяснить, в какой мере их идеи вошли в плоть и кровь современной им науки, какое реальное влияние оказали они на формирование научных воззрений их современников, как преломлялись они в трудах других ученых. Некоторые биологи, мало осведомленные в фактах истории науки, утверждали, что к началу прошлого века учение о поле у растений стало общепризнанным достоянием науки.

Это утверждение является, однако, искажением исторической истины. Факты свидетельствуют о том, что существование пола и оплодотворения у растений «не вошло» в науку. Ученых рассматриваемого нами периода можно разделить на три группы. Единичные исследователи в основном правильно понимали проблему пола у растений и разрабатывали ее. Бóльшая часть ученых чисто формально воспринимала представление о поле у растений (в значительной степени под влиянием трудов Линнея), довольствовалась туманными аналогиями с животными, без сколько-нибудь серьезного и глубокого понимания существа вопроса, и игнорировала замечательные исследования Кёльрейтера и Шпренгеля. И, наконец, ряд ученых энергично выступал против признания пола у растений. Напомним, что в XVIII в. противниками учения о поле у растений оказались Турнефор, Понтедера, Сигизбек, Алстон, Гайстер, Спалланцани, Меллер, Резерфорд и др. В первой трети XIX в., на новой основе (отчасти в связи с немецкой идеалистической натурфилософией), против этого учения выступали Вильбранд, Шелвер, Геншель, Нейс фон-Эзенбек, Видлер и др., утверждавшие, что «только животные, но не растения, обладают половыми различиями» (Schelver, 1812, стр. 66).

Характерно, что вопрос о возможности гибридизации у растений (а этот вопрос был неразрывно связан с вопросом о поле растений) был предметом конкурсов, объявленных еще в 1819 г. Прусской Академией Наук и в 1830 г. Голландской Академией Наук. Даже упоминание о выдающихся исследованиях Кёльрейтера и Шпренгеля мы находим только в единичных работах, как, например, в весьма разумной «Истории ботаники» Курта Шпренгеля (K. Sprengel, 1818 г., II, стр. 266—267) или в книге Тревирануса (Treviranus, 1822). И весьма показательно, что даже авторитетный сторонник учения о поле у растений Тревиранус поспешил сдать ряд принципиальных позиций в ответ на весьма поверхностные критические выступления Геншеля.

Это положение в науке отмечалось самими современниками. В 1775 г. Кёльрейтер констатирует, что хотя опыты и накапливаются, но еще большое количество ученых продолжает сомневаться в существовании пола у растений: «Но весь этот на протяжении двух тысяч лет создававшийся опыт еще не мог убедить европейских ученых в существовании у растений пола и огромном значении пыльцы» (1940 г., стр. 47). Примерно через полстолетия, в 1827 г., другой выдающийся экспериментатор — Гертнер пишет, что «сомнения и возражения, снова поднятые по вопросу об оплодотворении и поле у растений, заново дали нам почувствовать порочное состояние и несовершенство наших знаний относительно этого важного явления природы» (1827, стр. 143). И даже в 1849 году Гертнер отмечает, что после Кёльрейтера не только гибридизация, но даже «наличие полов у растений подвергалось таким нападкам, что его реальность ставилась под сомнение и энергично опровергалась» (1849, стр. 5).

Лёв в своей известной «Биологии цветка» пишет о Кёльрейтере и Шпренгеле, что, «исследования обоих мужей науки долгое время не находили подобающего им признания». О Найте Лёв говорит, что его работы «не обратили на себя внимания ученых ботаников, и Найт сам ни в коем случае не связывал обнаруженных им при разведении растений явлений с открытиями Кёльрейтера и Шпренгеля о необходимости чужеопыления у многих растительных видов». Говоря о первой трети прошлого века, Лёв пишет: «Даже прочная почва учения о поле [у растений] была снова покинута и этим самым на десятилетия был задержан прогресс научной работы в этой области» (E. Loew, 1895, стр. 56—58). Неуспех и забвение работ Кёльрейтера, Шпренгеля и Найта отмечает также Фоке (W. Focke, 1881, стр. 433).

Это положение вещей отмечает и большинство современных нам историков науки. Ограничимся несколькими новейшими высказываниями. Так, Суэж (Souèges, 1934, стр. 20) пишет: «Свыше ста лет замечательные наблюдения Камерариуса опровергались или даже полностью игнорировались». Циркль отмечает, что «научные исследования Кёльрейтера не получили надлежащей оценки. В действительности, примерно только через сто лет... они получили то признание, которого они заслуживают...» (Zirkle, 1935, стр. 198). Шмукер отмечает: «Можно было бы думать, что после обширных и тщательных работ Камерариуса, Кёльрейтера и Шпренгеля наличие пола у цветковых растений стало общепризнанным, тем более что и взгляды Линнея поддерживали это воззрение. Но это-то как раз и не имело места. Вплоть до третьего десятилетия XIX в. всплывали сомнения или даже учение о поле совершенно отвергалось» (Schmucker, 1936, стр. 149).

Наш советский ботаник Вульф (1940, стр. 45) говорит, что работа Шпренгеля, как и Кёльрейтера, «... прошла совершенно незамеченной и получила признание лишь после опубликования Дарвином его работ, в особенности об опылении орхидей».

В свете всех этих высказываний станет особенно ясной *прогрессивность взглядов русских ученых этого периода по вопросу о поле растений.* Иностранные историки науки обходят молчанием то обстоятельство, что уже в XVIII в. именно *русская наука* в лице большинства своих представителей защищала и развивала правильные прогрессивные взгляды по интересующему нас вопросу и продолжала развивать эти взгляды в XIX в., игнорируя широко распространившиеся на Западе реакционные тенденции в этой области науки.

Наличие пола у растений не ставилось под сомнение в русской науке и, больше того, представление об отношениях полов у растений было положено у нас в основу ряда практических мероприятий в сельском хозяйстве.

Напомним прежде всего, что именно наша Академия Наук еще в 1759 г. объявила конкурс на работу о существовании пола у растений, дабы «новыми доказательствами и опытами утвердить или опровергнуть могут ли произращения так же, как и животные, разделяться на мужские и женские...». Премию, как известно, получил Линней за «Розыскание о различном поле произрастений, удостоенное награждения от Императорской Санктпетербургской Академии Наук в 1760 году». В 1779 г. Академия Наук объявила второй конкурс по вопросу о размножении и плодоношении криптогамных. Напомним также, что замечательные исследования Кёльрейтера были выполнены частично в нашей Академии Наук, а частично при ее материальной поддержке и при полном равнодушии заграничных научных кругов. Это отмечает и сам Кёльрейтер.

Если мы теперь обратимся к трудам передовых русских ученых той эпохи, то мы увидим, что здесь излагаются и отстаиваются прогрессивные взгляды по вопросу о поле растений. Это не было случайным. Воззрения передовых русских ученых XVIII в. развивались в атмосфере тех прогрессивных идей, родоначальником которых был всеобъемлющий гений Ломоносова. Известно, что Ломоносов не только общими своими взглядами, но и непосредственно влиял на развитие русской биологической науки, ботаники и агрономии (см. Калмыков, 1946). Если мы ознакомимся с трудами И. И. Лепехина (1771), Н. Я. Озерецковского и др. ученых, идейно связанных с Ломоносовым, то станет ясным, как много сделали они для развития отечественной биологической и сельскохозяйственной науки. Но обратимся к тем трудам русских ученых, в которых более непосредственно затрагиваются интересующие нас сейчас вопросы.

В обширном труде Ив. Комова «О земледелии» (1788) излагаются научные данные, касающиеся пола у растений, подробно описываются строение цветка и различные приспособления к опылению (как к самоопылению, так и к перекрестному опылению). Комов высказывается за возможность естественной гибридизации и пишет о необходимости положить все эти сведения в основу «твердых научных правил для земледелия» (1788 г., стр. 99—114).

В сочинении Нестора Максимóвича (Амбодика) «Ботаники первоначальные основания» (1795—96) размножению и полу растений уде-

ляется также большое внимание. Кроме подробной морфологии цветка, здесь имеется специальный раздел «Бракосочетание растений» (ч. II, стр. 117—148), представляющий большой интерес. Максимович описывает различные приспособления растений, обеспечивающие опыление (в форме цветка, взаимном расположении тычинок и пестиков, в движении частей цветка). Он отмечает, что перекрестное опыление обеспечивается насекомыми, а в случае ветроопыления — огромными количествами пыльцы, взаимным расположением мужских и женских цветов, а также тем, что перекрестно опыляющиеся деревья цветут до развития листвы, «дабы плодотворная пыль от мужских цветов к женским посылаемая, развившимся листвием не могла быть задерживаема, а через то и плодотворение не было бы воспрепятствовано» (II, стр. 125—126). Превосходны описания опыления у некоторых сложноцветных, указание на то, что у орхидей имеется «жабьим яичкам подобное вещество, посредством коего плодотворение совершается» (поллинии) и т. д. Большое внимание уделено описанию опытов по гибридизации растений. Аналогичный материал, правильную трактовку вопроса о поле у растений мы нашли также у Зуева (1786, ч. I, стр. 56—58), акад. В. Севергина («Начальные основания естественной истории. Царство произрастений», ч. I, 1794 г., стр. 45—48), А. Теряева («Размышления о природе», 1802, стр. 24 и «Начальныя основания ботанической философии», 1809, стр. 48—49), В. Лёвшина («Садоводство полное», 1805—1808, ч. I, стр. 220, ч. II, стр. 49—50, ч. III, стр. 401—402 и др.), Я. Петрова («Начальные основания ботаники», 1815, стр. 107, 126), И. Двигубского («Начальные основания естественной истории», 1820, стр. 39), В. Головина («Рассуждение о жизни растений», 1825, гл. III), П. Горянинова («Начальные основания ботаники», 1827, стр. 137—142), П. Щеглова («Хозяйственная ботаника», 1828, ч. I, стр. XXXII—XXXV), М. Максимовича (1828) и в ряде других сочинений русских ученых второй половины XVIII и начала XIX в.

Весьма показательна для характеристики высокого уровня нашей отечественной ботанической науки начала XIX в. речь Петра Перелыгина «Об оплодотворении растений», с которой он выступил на публичном собрании Петербургского университета 17 февраля 1823 года. В этой речи мы находим обширный материал об опылении и оплодотворении растений. Перелыгин, в частности, обсуждает и правильно оценивает исследования Кёльрейтера и Шпренгеля. Он останавливается на таких важнейших вопросах, как значение дихогамии, роли насекомых в опылении и др.

«Шпренгель, сделавший многие в сем отношении наблюдения, разделяет цветение на разновременное (dichogamia) и одновременное (monogamia); в первом случае плодородные части появляются одни после других, во втором обыкновенно показываются оба пола вместе... Кёльрейтер, а особенно Шпренгель много над сим делал наблюдений, из коих видно, что насекомые весьма могут способствовать действию оплодотворения. Всякому известно, что бабочки, пчелы, мухи и другие крылатые насекомые, порхая с цветка на цветок, ищут на дне оных сладких соков растения. Они, стремясь за сим между растреснувшимися пыльниками во внутренность венчика, захватывают своим волосатым телом плодотворную пыль и после, вылетая отсюда, *садятся на другой цветок*, отряхивают на оном принесенную ими пыль и таким образом вместо проводника ветра служат к оплодотворению иногда

двудомных *и часто даже обоеполых растений»* (П. Перелыгин, 1825, стр. 130 и 138. Подчеркнуто мною.— *И. П.*). Поучительно напомнить, что в период, когда на Западе такие крупнейшие ботаники, как Тревиранус, Воше, де-Кандоль и др., игнорировали исследования Кёльрейтера и Шпренгеля, не понимали значения дихогамии, истолковывали опыление обоеполых цветов как самоопыление, молодой русский ученый Перелыгин поддерживал и развивал прогрессивные взгляды в этой области науки.

Большой высоты творческая, научная разработка вопросов пола и оплодотворения растений достигла в трудах одного из самых выдающихся русских естествоиспытателей и сельскохозяйственных деятелей второй половины XVIII и начала XIX века А. Т. Болотова.

А. Т. Болотов, как и большинство других упомянутых нами русских ученых, пламенный патриот, который стремился своими трудами принести пользу горячо любимой родине. Он не игнорирует лучшие работы ученых других стран, но решительно возражает против слепого преклонения перед иностранным опытом, ратует за самостоятельные исследования. Сам он своими исследованиями в области агрономии, плодоводства, ботаники по многим вопросам опередил иностранных ученых, и с его именем связано установление приоритета русской науки в ряде важнейших областей (см. Бердышев. 1949; Егоров, 1949; Поляков, 1950). Несмотря на свою приверженность традиционным религиозным верованиям, Болотов в своих исследованиях стихийно становится на позиции материализма в познании природы. Достаточно упомянуть о его взглядах на возможность глубокого изменения наследственной природы организма путем воспитания, отбора и скрещивания, допущение изменения видов в известных пределах и т. п. Рассмотрим здесь только вопросы, связанные с нашей темой.

Защищая учение о поле у растений, А. Т. Болотов писал в 1781 г. следующее: «Я имел уже многажды случай в сих листках упоминать, что произрастения таким же образом на два пола, т. е. мужской и женский, разделяются, как и животные, а в купе и изъяснять, что упоминаемые мною с начала пыльные гвоздочки [тычинки] и пестики, находящиеся в цветках, особливого примечания достойны, а равно как признаками тех разных полов служат» (1781, стр. 104).

Болотов превосходно описывает строение различных цветов, однополые и двуполые цветы, однодомность и двудомность растений, различные приспособления к опылению. За несколько лет до выхода в Штутгарте (1788 г.) известного труда И. Гертнера о плодах и семенах растений, Болотов не только хорошо описывает различные плоды и семена, но характеризует и разнообразные приспособления семян к распространению.

Важно подчеркнуть свежесть и оригинальность многих суждений русских авторов. Дело отнюдь не сводилось к пересказыванию взглядов Линнея. В этом нас убедило сравнение текстов Болотова, Максимовича, Комова и др. русских авторов с линнеевскими высказываниями, — с V разделом его «Философии ботаники» (1751, стр. 86—96) и с его работой о поле растений, получившей премию Петербургской Академии Наук (1760) и напечатанной на русском языке в 1795 г. У русских натуралистов и особенно у таких, как Болотов, Комов и др., которые являлись крупными деятелями сельского хозяйства, понимание пола растений связывалось прежде всего с их практической деятельностью,

и приводимый ими материал частично почерпнут из непосредственных наблюдений и опытов по выращиванию различных зерновых, плодовых и овощных культур.

Мы приходим, таким образом, к выводу, что в то время, как на западе еще велись споры о наличии пола у растений, о возможности гибридизации и т. д., в то время, как там еще замалчивались и игнорировались большинством ученых превосходные исследования в этом направлении, в русской науке, благодаря деятельности ряда передовых русских ученых той эпохи, утвердились и распространялись совершенно правильные взгляды на сущность пола у растений и, как мы покажем дальше, из этих взглядов делались и некоторые правильные практические выводы.

У русских ученых дело не ограничивалось отстаиванием правильных научных взглядов на существование пола у растений. Русские ученые во многом опередили ученых других стран и в трактовке процесса оплодотворения растений, а также сделали ряд важных открытий.

По вопросу о сущности оплодотворения вплоть до середины 19 столетия существовало много совершенно ошибочных воззрений. Так, в XVIII веке Морланд и Жоффруа стояли на преформистских позициях и считали, что пыльца содержит в себе сформированные зародыши растений, которым остается только развиться, проникнув в семяпочку. Линней, признававший существование пола, считал цветок и все его части простым продолжением стебля и его частей, а сущность полового процесса видел в слиянии «вещества древесины», давшего начало тычинкам, с «веществом сердцевины», давшего начало пестику. Линней занимал весьма своеобразную позицию, которую мы бы назвали позицией «двойного преформизма», так как он считал, что в пыльце предопределены зачатки внешних органов растения, а в женских элементах зачатки сердцевины растения. М. Адансон занимал также преформистскую позицию, утверждая, что эмбрион существует до оплодотворения в завязи, а пыльца дает только толчок к его развитию. Даже такой передовой ученый XVIII века, как Кёльрейтер, считал, что в сущности оплодотворение происходит на рыльце в результате слияния мужского вещества пыльцы и женского вещества рыльца, а затем продукт этого слияния спускается до завязи, где он оплодотворяет зачаток семени.

Уже в начале XIX века столь авторитетный ботаник, как Мирбель, положительно относился к опытам Спалланцани, отрицавшего наличие пола у растений, и утверждал, что оплодотворение растений совершается какими-то «таинственными путями» и что «без сомнения зародыши предсуществуют еше до оплодотворения» (Mirbel, 1802, стр. 66).

Число подобных примеров можно было бы значительно увеличить, но важно указать, что даже еще в тридцатых годах прошлого века продолжали существовать самые нелепые воззрения на сущность оплодотворения. Так, именно в эти годы Видлер утверждал, что пыльца — это зачаток нового растения, а пыльцевой трубке остается только развиться, попав в зародышевый мешок. Унгер полагал, что оплодотворение имеет место в пыльнике и что пыльца — это уже зародыш нового растения. В сущности говоря, споры, происходившие столь оживленно в 30-х и 40-х годах прошлого века между так наз. «горкелианцами», или «поллинистами», и их противниками, обнаруживают, как плохо понимало большинство ученых-биологов сущность процессов

оплодотворения и как живучи были различные пережитки преформизма. Ведь точка зрения «поллинистов» Шлейдена, Горкеля, Видлера, Шахта и др. сводилась к тому, что пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок или вдавливается в него и *кончик* трубки сам превращается в эмбрион. Эти взгляды мы бы охарактеризовали, как модернизированный отголосок старой разновидности преформизма — «анималькулизма». Как далеки были эти взгляды от понимания, что слияние мужских элементов пыльцы и женских элементов, содержащихся в семяпочке, и составляет наиболее существенную сторону оплодотворения.

На этом фоне взгляды русских ученых второй половины XVIII в. представляются нам очень прогрессивными. В интереснейшей статье Болотова «О семенах» (1780) говорится о том, что сущностью процесса оплодотворения является слияние вещества пыльцы с «зачатками семяпочек», «зародышами», находящимися в завязях. При этом сущность этих «зачатков» и «зародышей» Болотов трактует эпигенетически. Для него это не предсуществующий эмбрион преформистов, а только *основание*, из которого после «оплодораживания» должно развиться будущее растение (см. его работу 1780 года, стр. 325). Процесс оплодотворения Болотов описывает так: «Произшествия сии состоят в том, что зародившимся чрезвычайной мализны семенам в зародышах [речь идет о семяпочках в завязях] надобно наперед быть оплодороженными и сделанными к тому способными, чтобы могли они пойти в рост и как произвести плоды, так и самим вырасти в надлежащем совершенстве. Сие оплодораживание должно производимо быть некакою особою весьма нежною пылью» (там же, стр. 325).

У Максимовича (Амбодика) еще лучше, чем у Болотова, сформулировано представление об оплодотворении, как о слиянии мужских и женских элементов, происходящем в семяпочках. Он — также сторонник эпигенетической концепции и для него ни в «зачатках семян», ни в пыльце нет предсуществующих зародышей. Вот что он пишет по этому поводу: «Семена, еще не оплодороженные, состоят из тоненькой перепонки, наполненной тонким соком. Так же и плодотворная пыль мешочков кажется состоит из такой же перепонки, оную пыль в себе содержащей. Во время бракосочетания растений плодотворная пыль, из мешочков извергаемая и на устья [рыльца] пестиков садящаяся, к клейкому медовому соку прильнувшая, в оном растворяется, мало по малу через маточник [столбик] вниз опускается и сквозь скважины семенных перепонок проникает в самую ту влагу, которая в семенах содержится. *Таким образом, от смешания плодотворной пыли со влагою семенною совершается творительное образование будущаго нового прозябаемого зарода»* (1796, ч. II, стр. 147. Подчеркнуто мною.— *И. П.*). Аналогичные высказывания мы находим также в указанных выше сочинениях других русских авторов.

Нам не кажется очень существенным, каким образом представлялся тогда конкретный механизм процесса оплодотворения. Совершенно очевидно, что в XVIII в. (да и в начале XIX в.), до того, как был сделан ряд открытий, касавшихся тонкого строения репродуктивных органов растений, развития пыльцевой трубки и т. д., не было и не могло быть того понимания процесса оплодотворения, которое оформилось лишь к середине прошлого века. Одни ученые считали, что пыльцевые зерна выпускают свое жидкое содержимое (fovilla), нечто вроде «семенной

жидкости», другие считали пыльцевое зерно в целом сперматозоидом, третьи полагали, что из пыльцы исходит некое испарение (aura) и т. п. Важно не это, а другая сторона вопроса — считал ли тот или иной ученый, что все дело в наличии предсуществующего зародыша, или, наоборот, *в развитии* нового растения из некоторых «оснований», данных материальным веществом «зачатков семян» и пыльцы, которые должны обязательно *слиться*, дабы могло иметь место развитие. Именно на этой второй, прогрессивной и материалистической, точке зрения стояли упомянутые нами русские ученые. Необходимо помнить, что, — как на это уже указывал Энгельс, — на определенном этапе истории биологии эпигенетические взгляды выражали у некоторых (хотя и не у всех) ученых материалистическое понимание жизненных процессов и были прогрессивными в противоположность реакционной метафизике преформистов. Еще важнее отметить, что вся рассматриваемая нами группа русских ученых не сочетала свои эпигенетические воззрения с признанием неких надматериальных, мистических жизненных сил, якобы руководящих развитием. Между тем, в эту эпоху многие ученые-эпигенетики других стран становились на позиции идеализма, витализма и для объяснения развития апеллировали к «vis vitalis».

По вопросу о том, как представлялся тогда сам процесс проникновения вещества пыльцы в завязь, существовали разные взгляды. Болотов говорил о процессе прохождения сквозь «тончайшие проходы и каналы, находящиеся в разноманерных пестиках», тончайшего «чада», испарения, а в других случаях писал о прохождении некоей «семенной влажности». Точно так же и Максимович то говорит о «тончайших и летучих частицах», то о влаге, вышедшей из пыльцы. Поразительно, однако, то чрезвычайно глубокое проникновение в материальную сущность процессов оплодотворения и предвосхищение того, что было понято только значительно позже, которые можно видеть в той же работе Болотова «О семенах». Рассматривая здесь вопрос о том, почему получаются «несовершенные семена», т. е. семена, неспособные развиться или дающие неполноценное потомство, Болотов, указывая ряд внешних причин, препятствующих опылению, говорит и о «причинах сокровеннейших». Что же это за причины? Во-первых, Болотов считает, что для получения совершенных семян данного вида пыльца должна быть представлена в достаточном количестве (в этом вопросе он занимает позицию отличную и более правильную, чем позиция Найта и Кёльрейтера, недооценивавших значение количества пыльцы для нормального течения процесса оплодотворения). Болотов пишет о том, что «могут пестики помянутой нужной пыли получать мало и не столько, сколько к совершенству плода и семян надобно» (1780, стр. 328). Во-вторых, Болотов замечательно предвосхищает позднейшую концепцию причин стерильности растений, отмечая, что при неполучении семян или получении невсхожих, неполноценных семян, «не могут ли и в самом испускании оного чада во внутренность зародышей произойти также какие-нибудь помешательства и чада сего доставлено быть не столько, сколько для совершенного оплодораживания надобно» (1780, стр. 328).

Опасно модернизировать взгляды мыслителей прошлых времен, но так и напрашивается желание вместо слова «чад» поставить «пыльцевая трубка», настолько близка по общей своей устремленности концепция Болотова к нашему пониманию оплодотворения. Понять значение количества пыльцы, необходимости проникновения материального

вещества пыльцы в глубь завязи и т. д. мог только очень проницательный мыслитель-натуралист, каким и был Болотов.

Большой интерес представляет то внимание, которое уделялось перечисленными выше русскими учеными вопросам биологии опыления растений. Мы уже говорили о том, что у Комова, Максимовича, Болотова и др. мы встречаем чрезвычайно детальные описания устройства цветка, взаимоотношения женских и мужских частей гермафродитных цветов и главное—различных приспособлений к опылению. Роль факторов, благоприятствующих, или, наоборот, препятствующих перекрестному опылению, была ясна этим авторам, и особенно Болотову, который говорит о препятствиях к опылению, могущих произойти от отсутствия ветра, или, наоборот, от слишком сильного ветра, от росы и дождя, повреждающих пыльцу, от уноса слишком большого количества пыльцы насекомыми и т. д. Болотову уже в 1778 году совершенно ясна была роль насекомых, и в частности пчел, в опылении.*

Чрезвычайно важно для установления приоритета нашей отечественной науки следующее. Болотов в 1823 г. (а в первом варианте за 45 лет до этого — в 1778 г.) пишет о яблоне: «Легко может статься, что оне [пчелы] в тех цветках, *в которых семенная пыль еще не созрела*, дотрагиваются своею калошкою до необсемененных еще пестиков, *прежде чем они осыпятся своею собственной семенной пылью*, а через то и подают средство натуре зародить в тех цветах уже не такие семена, какими бы по природе своей быть надлежало, а другие, способные производить от себя породы совсем новые и до того не бывалые» (1823, стр. 389. Подчеркнуто мною. — *И. П.*) Таким образом, Болотов прямо связывает особенности опыления с вопросом получения естественных гибридов в результате свободного перекрестного опыления. С этой точки зрения данная статья Болотова представляет выдающийся интерес. Английские и американские историки биологии считают, что приоритет в деле применения гибридизации растений в *практических*, селекционных целях принадлежит Найту. Это мнение некритически повторялось и у нас некоторыми авторами (см., например, К. Серебряков, 1941. стр. 226). Однако мы имеем все основания утверждать, что в этом вопросе приоритет принадлежит русской науке в лице Болотова. Болотов рассказывает (1778, лист 25) о своем опыте посева семян яблони «украинской зеленки».** Семена, происходившие от одного дерева, дали около 300 потомков, причем все они оказались разными; получалась, говорит Болотов, «разнобоярщина» и «стал я в пень» от удивления. «Из всех 300 яблоней, сеяных и сидевших на одной грядке и у меня целый сад составивших, нет ни двух яблоней одного сорта, но все разные и друг от друга отменные. Каким же образом это сделалось?» Болотов объясняет это, как мы видели выше, естественной гибридизацией цветов родительской яблони «украинской зеленки» пыльцой других сортов,

* Этот вопрос обычно излагают неправильно. Говорят о том, что роль насекомых как опылителей, открытая в XVIII веке, не обратила на себя никакого внимания в России вплоть до середины XIX века (см. Аренс, 1930, стр. 30). Это не соответствует действительности, ибо в работах упомянутых русских авторов, и более всего — у Комова и Болотова, роль насекомых-опылителей оценена правильно.

** Описание этого сорта мы нашли в рукописи Болотова, хранящейся за № 3319 в Гос. Библиотеке СССР им. Ленина под названием «Изображение и описание разных пород яблонь и груш, родящихся в дворяниновских, отчасти и в других садах». Здесь превосходно описаны и зарисованы около 600 сортов яблонь и груш, с которыми имел дело Болотов. Зеленка описана за № 362 в 5-й части, стр. 241—244.

перенесенной пчелами. Мы можем, следовательно, установить у Болотова, во-первых, ясное понимание распространенности естественной гибридизации, межсортовых переопылений; во-вторых, понимание роли насекомых, что в то время было, как мы видели, далеко не общепризнанным; в-третьих, ясное понимание и формулировку того, что гибридизация может дать обширный исходный материал, из которого последующим отбором лучших форм можно создавать новые сорта. На это Болотов обращает внимание и в 1778 и в 1823 г., причем, в отличие от Найта, он рекомендует *свободное межсортовое переопыление, а не искусственную гибридизацию*. Если мы вспомним соответствующие высказывания Мичурина (1948, 1, стр. 269), то мы поймем, какой огромный принципиальный интерес представляет это обстоятельство. При этом Болотов не упрощает задачи, а подчеркивает, что лучшие новые формы, полученные таким путем, должны быть не только отобраны, но затем и переделаны, *воспитаны* соответствующим образом, дабы превратиться «в лучшие породы». Болотов сознательно и ясно *за 21 год до Найта* рекомендует гибридизацию и отбор с последующим воспитанием *для целей практических*: «Сие не мало поспешествовать будет множайшему посеву почек и через то разведению садов плодовитых». Следует сеянцами «насаживать, как луком, целые грядки», далее отбирать и, «насадив ими целые куртины, восхотят иметь через немногие годы то... удовольствие, что они потом и свои сады лучшими из них снабдить и крестьян своих по несколько десятков яблонь оделить» (1778, лист 25).

Смелые мечтания Болотова простираются так далеко, что он говорит о возможности в будущем путем прививок создать из яблони и груши единый плод, сочетающий в себе признаки обеих пород. Болотов дает также ясные указания, как производить искусственную гибридизацию для получения новых сортов в цветоводстве, напр. тюльпанов и гвоздики (1778, лист 18; и 1785, стр. 321—327).

Но этим дело не ограничивается. Огромный интерес представляет еще одно обстоятельство. Мы знаем, что явление дихогамии, — разновременного созревания тычинок и пестиков, — представляется исключительно важным для понимания всей биологии оплодотворения растений. В понимании этого явления — узел важнейших вопросов биологии цветка.

Обычно открытие явления дихогамии приписывают Шпренгелю, который действительно описал и оценил это явление у ряда растений. Лучше информированные историки биологии отмечают, что еще до Шпренгеля, в 60-х годах 18 века, дихогамию «понял и описал Кёльрейтер». Со второй частью этой формулы согласиться можно. Кёльрейтер действительно описал дихогамию у Epilobium и отметил ее наличие у Polemonium (1940, стр. 82) и мальвовых (1811, стр. 198). Но с первой частью формулы согласиться нельзя. Понять дихогамию можно только в том случае, если ясна ее роль, как предпосылки для чужеопыления. А этого-то как раз Кёльрейтер не понимал (как не понимал этого и выдающийся экспериментатор XIX века Гертнер).

Это мнение, составленное нами при чтении трудов Кёльрейтера, мы можем подкрепить ссылкой на Лёва, который пишет о Кёльрейтере: «Он подошел вплотную к открытию дихогамии, но он упустил его, так как не понял ее значения и широкого распространения»; в другом месте Лёв повторяет, что «Кёльрейтер проглядел значение дихогамии, ее исключительно важную роль в биологии цветка» (Loew, 1895, стр. 31 и 55).

Однако в 1778 г., за 15 лет до Шпренгеля, дихогамия была открыта у яблони А. Т. Болотовым. К сожалению, в своей статье 1778 г. Болотов, затронув вопрос о причинах получения гибридов у яблони, ограничился замечанием, что причины эти чисто «физические». Если, однако, учесть, что уже в это время Болотов детально рассказывает о процессе опыления у яблони (1778, лист 5), в 1786 г. описывает возникновение гибридов («тумы») у яблони в результате перекрестного опыления пчелами и что в 1823 г., говоря о явлениях, описанных им в 1778 г., Болотов отмечает, что он «не находил сему другой причины кроме пчел, подающих природе средства к произведению сего удивительного явления» (1823, стр. 385), то становится совершенно очевидным, что Болотов уже тогда правильно оценил явление дихогамии, точное описание которого он дал в 1823 г.

Насколько точно Болотов оценил дихогамию у яблони, видно из следующего. Он отмечает, что пестики созревают раньше пыльников, т. е., выражаясь современным языком, Болотов открыл, что яблоня протерогинична. Кнут, автор одной из обстоятельнейших сводок по биологии цветения, пишет, что яблоня *Pirus malus* L. протерогинична и, не зная о Болотове, отмечает, что у этого вида «протерогиния была впервые открыта Г. Мюллером» (Knuth, 1898, т. II, ч. 1, стр. 391). Что дихогамия является предпосылкой для чужеопыления и для образования гибридов, Болотову совершенно ясно, он правильно оценивает это явление, именно этому вопросу он уделяет основную часть своей статьи.*

К этому нужно добавить, что в то время как за границей возможность отдаленной гибридизации многими учеными ставилась под сомнение чуть ли не до 40-х годов прошлого века, несмотря на превосходные работы Кёльрейтера, русские ученые допускали весьма широкое распространение не только внутривидовой, но и межвидовой гибридизации. Это допущение делают почти все русские авторы, писавшие по этим вопросам. У Комова (1788), Лёвшина (1802, 1805—1808), Болотова (1784) и др. мы встретим рассуждения о возможности гибридизации костера и пшеницы, разных овсов и т. д.

Мы видим, таким образом, что русская наука той эпохи занимала передовые позиции в трактовке важнейших вопросов биологии размножения растений и опередила в ряде вопросов науку других стран.

Если мы сейчас вернемся к тому вопросу, с которого мы начали, к вопросу о преимуществах, доставляемых перекрестным опылением

* О том, насколько важно не только увидеть, но прежде всего правильно оценить явление, свидетельствует следующее очень любопытное обстоятельство, упущенное историками биологии. Мы обнаружили, что Понтедера (J. Pontedera, 1720, стр. 111, 121, 123) и Алстон (C. Alston, 1753, стр. 24—40) знали явление дихогамии. Это наше утверждение может показаться не только неожиданным, но и парадоксальным. Ведь Понтедера и Алстон известны, как убежденные противники учения о поле у растений. Тем не менее, эти авторы отметили разновременность созревания тычинок и пестиков у ряда растений. Сторонники учения о поле у растений были в то время убеждены, что оплодотворение у обоеполых цветов — это самооплодотворение, поэтому Понтедера и Алстон, обнаружив дихогамию, смогли использовать это явление, как «доказательство» того, что вообще никакого оплодотворения у растений не происходит и что о наличии полов у растений говорить нельзя. Понять, что явление дихогамии, исключая обычно самоопыление, является в то же время предпосылкой для перекрестного опыления, не могли не только противники, но и некоторые сторонники представления о существовании половых различий у растений.

по сравнению с самоопылением, то после всего изложенного выше нас не удивит, что именно русской науке удалось в лице того же Болотова и в этом вопросе впервые сказать новое слово.

В уже упоминавшейся нами статье «О семенах» (1780) Болотов ставит вопрос о том, какие факторы необходимы для того, чтобы растение произвело «совершенные семена». Отметим прежде всего, что в понятие «совершенства» Болотов вкладывает вполне определенное содержание. Для него это не просто хорошие, неповрежденные семена, совершенные в физическом смысле. Для Болотова совершенство—это «совершенство от природы», совершенство по своей, как мы сейчас сказали бы, наследственности; совершенные семена — это семена, могущие обеспечить развитие высококачественного полноценного потомства, способного воспроизводить и размножать свой род. Болотов пишет: «Все семена не одинакового существа и свойства, *но натурою одарены* весьма разными совершенствами, различающими их друг от друга» (1780, стр. 320). Что же необходимо для того, чтобы природа производила «совершенные семена»? Болотов усматривает шесть различных причин, препятствующих образованию совершенных семян. Причины эти — климатические помехи к опылению и различные физиологические нарушения процесса оплодотворения.

Но в этой же своей статье Болотов развивает и чрезвычайно важную мысль о том, что при всех благоприятных для опыления условиях все же не получится «совершенных» семян, если не будет обеспечено *опыление пыльцой не данного растения, а другого растения* этого вида, при наличии внешних факторов, благоприятствующих перекрестному опылению (ветер, насекомые и т. д.). Болотов выражает эту мысль следующим образом: «Но как бы то ни было, однако тем делу не определено еще оканчиваться, но произрастение со всеми своими цветками и зародышами не может иногда произвесть плодов и семян, *и по крайней мере сих последних, в надлежащем совершенстве* и годными к возобновлению и размножению своего рода, естьли не воспоследуют некоторые *необходимо надобные произшествия, зависящие не всегда от действия самого того же произрастения*, но нередко совсем от посторонних причин, как например, *от иных произрастений*, от воздуха, росы, а нередко и самих насекомых» (1780, стр. 325. Подчеркнуто мною.— *И. П.*). В этом важном отрывке подчеркивается именно *качество* семян и потомства в связи с перекрестом, с опылением пыльцой «иных произрастений» того же вида.* Мы уже указывали, что Болотов правильно и глубоко понимал и сущность половых различий у растений, и смысл

* Отметим еще одно, обнаруженное нами, интересное обстоятельство. В нашей отечественной сельскохозяйственной литературе 2-й половины XVIII и начала XIX. в — в произведениях Комова (1788), Ливанова (1786), Лёвшина (1802), Рычкова (1767) и др. — настойчиво выдвигается мысль о необходимости «обмена семян», о необходимости время от времени завозить семена из сходных по климату, но других местностей, с иной почвой. Отмечается, что даже на хорошей земле при наличии севооборотов качество семян сортов, «размножаемых внутри себя» в одной и той же местности, постепенно ухудшается. В чем здесь дело? Одной из причин, вызвавшей этот прием, возможно, и было ухудшение замкнуто размножающихся в одних и тех же условиях культур. Здесь практика стихийно нащупывала то, что было затем обобщено наукой. Сопоставим с этим аналогичный пример Дарвина: «У садоводов, — пишет Дарвин (1939, стр. 316), — является обычным приемом получать семена из другого места, имеющего совершенно иную почву, чтобы тем самым избежать выведения растений на протяжении длинного ряда поколений в одних и тех же условиях».

опыления, и значение насекомых и ветра в деле опыления, и возможность искусственной и естественной гибридизации. Следовательно, от чрезвычайно проницательного натуралиста, человека с огромным опытом «полевой работы» не могло укрыться и значение перекрестного опыления для плодовитости и качества семян и потомства. В этой же статье Болотов отмечает, что растения дают плохие плоды и семена, если имеются препятствия к перекрестному опылению, если растения содержатся, например, в парниках, оранжереях, комнатах, где нет доступа насекомым и ветру.

В этой связи необходимо проанализировать и интереснейшую работу Болотова «Некоторые замечания об орешнике и о том, чем плодородию орехов поспешествовать можно» (1804). Болотов отмечает, что в лесу орехов родится «не столь много, сколько могло бы родиться». Для того чтобы добиться лучшего урожая орехов, Болотов рекомендует «разредить» лес вокруг кустарников орешника, вырубить часть деревьев. В результате на кустарниках родится больше орехов.

На первый взгляд может показаться, что все это не имеет никакого отношения к интересующему нас вопросу и что все дело сводится к улучшению «агротехнических условий» культуры орешника, к увеличению площади питания для отдельных кустов, в результате чего они дают большее количество орехов. В действительности, Болотов считает, что хороший эффект предлагаемого им мероприятия прямо *связан с условиями опыления орешника*. Если кустарники растут редко и окружены со всех сторон деревьями, то движение воздуха незначительно, что препятствует свободному перекрестному опылению. Женские цветы данного куста опыляются, да и то не полно, собственной пыльцой. Описав цветы орешника, Болотов говорит: «На сии то спички [столбики с рыльцами] должна неотменно попасть помянутая желтая пыль, рассыпающаяся из мужских цветков, а без того не могут никак завязаться грани и зародиться в них орехи; почему и бывает то, что сколько таковых спичек обсеменится оной пылью, столько завяжется в гранях и орехов. Но как разсеванию сей пыли помогать должны ветры и движение, производимое воздухом; оные же в глуши, в тесноте и во внутренности лесов действуют слабее и меньше, то от самого того и не бывают в них орехи так сильны, как на орешниках, растущих на свободном воздухе и подверженных более ветрам» (1804, стр. 34). Этот отрывок подтверждает лишь то, что Болотов связывает урожай с свободным переопылением. Но и то обстоятельство, что широкое перекрестное опыление дает потомство лучшего качества, чем самоопыление или ограниченное перекрестное опыление, не укрылось от Болотова, отмечающего, что дело не сводится к получению лишь большего количества орехов, но что и сами орехи получаются лучшего качества и более крупные. Вот как об этом пишет Болотов: «Все оставленные орешины цвели и завязывались так сильно, орехов родилось так много и были сии так крупны и хороши, что с маленького сего места собрано и получено *несравненно множайшее количество лучших, крупнейших орехов*, нежели с такова же или еще величайшего пространства, но не порубленного леса, несмотря хотя в сем орешников было несравненно больше, а в том великое множество оных было вырублено» (1804, стр. 309. Подчеркнуто мною.— *И. П.*). Достаточно очевидно, что сам Болотов связывал полученные им результаты не просто с улучшением площади питания орешника, а именно с изменением условий опыления.

Мы приходим, таким образом, к выводу, что выдающийся русский агроном и натуралист А. Т. Болотов, примерно за 20 лет до Найта, понял значение перекрестного опыления растений, его преимущества перед самоопылением для получения высококачественного потомства, т. е. вплотную подошел к пониманию той закономерности, которая позже получила в науке наименование «закона Найта — Дарвина».

Позже Болотова, но также весьма глубоко, поставил вопрос о необходимости оплодотворения для поддержания жизненности сорта В. Беликов в книге о «Перерождении растений» (1840). «Действительное возрождение может быть произведено только оплодотворением, образующим новые неделимые», — пишет Беликов (стр. 15). Без полового размножения наступает вырождение, ухудшение сорта. Широко распространены в природе и имеют большое значение перекрестные, «смешанные» оплодотворения. «Неделимые, выращенные из плодов, получаемых смешением, часто не похожи на отцов своих ни формою, ни цветом листьев, ни плодами; сверх того, вообще замечено, что такие деревья несравненно сильнее и здоровее других однородных...» (стр. 48).

На передовых взглядах указанных нами русских ученых воспитывалось в первой половине XIX века новое поколение деятелей русской биологической, сельскохозяйственной и медицинской науки, и поэтому нам не покажется странным быстрое и положительное восприятие идей Дарвина по вопросам биологии оплодотворения растений в России.

Отметим в заключение еще несколько важных открытий в интересующей нас области, сделанных учеными других стран в первой половине XIX века, так как эти открытия также явились необходимой предпосылкой для дарвиновских работ по биологии оплодотворения растений. Серьезное значение имели новые работы по гибридизации растений. Развитие капитализма резко увеличило спрос на сырье, на продукты сельского хозяйства. Капиталистическая интенсификация сельского хозяйства потребовала создания множества новых форм культурных растений. С этим в первую очередь и были связаны усиленная разработка вопросов пола и оплодотворения растений, опыты по гибридизации, развитие селекции. В Англии, кроме упомянутого выше Найта, в этом направлении работали также Герберт, Гоуден, Карнервон и др. Герберт обнаружил, что гибриды между видами могут быть плодовиты, и противопоставил эти свои взгляды Найту, отрицавшему плодовитость межвидовых гибридов, исходя из теологической догмы о неизменности видов. В Германии были проведены известные исследования по гибридизации Verbascum, Dianthus, Nicotiana и др. Вигманом (1826) и особенно обширные работы в этом же направлении Гертнером (1849), который работал с 700 видами, произвел около 10 000 скрещиваний и получил до 250 гибридов. Работы по гибридизации имели большое значение для разрешения проблемы пола растений. Известный итальянский микроскопист Амичи обнаружил у *Portulaca oleracea* пыльцевые трубки (1822—23) — budello, в которых была заметна циркуляция зернышек — fovilla. Французский ученый А. Броньяр (1827) показал, что образование пыльцевых трубок — явление, широко распространенное (он наблюдал его у *Ipomoea purpurea*, *Oenothera biennis*, Datura и др.). Но в то же время Броньяр полагал, что пыльцевые трубки лопаются в тканях рыльца, выпуская здесь свое содержимое. В противовес этому Амичи в 1830 г. показал,

что пыльцевые трубки дорастают до семяпочек и каждая из них проникает в одну из семяпочек. Позже Амичи показал, в противовес взглядам «поллинистов», на тыкве (1842) и на орхидеях (1846) строение зародышевого мешка и наличие в нем яйцеклетки до того, как в него проникает пыльцевая трубка. Это было подтверждено также Гофмейстером, Молем и окончательно доказано Радлкофером (1856). В результате этих и ряда аналогичных работ было понято строение пыльцевого зерна и пыльцевых трубок, а также зародышевого мешка, и в *общих чертах* была выяснена внешняя сторона оплодотворения у растений. Правильные представления об оплодотворении как о слиянии мужских и женских половых элементов, представления, которые, как мы видели, защищались передовыми русскими учеными, получили подтверждение в этих микроскопических исследованиях.

Все эти исследования привели к тому, что в середине прошлого века (точнее — в третьей четверти XIX в.) укрепились правильные взгляды на пол и оплодотворение растений, *что явилось совершенно необходимой предпосылкой для работ Дарвина в этой области.* Дарвин сумел критически усвоить и обобщить лучшее из того, что дали его предшественники, и в то же время шагнул неизмеримо дальше их, ибо к проблемам оплодотворения растений он подошел во всеоружии исторического метода исследования. Характерно, однако, что в области изучения *биологии* оплодотворения растений за всю первую половину 19 века было сделано мало. В этой области не было руководящих идей и принципов исследования, и немногочисленные работы, появившиеся в этот период на Западе, стоят ниже работы Шпренгеля. «Тайна цветка» продолжала оставаться тайной, крупная область биологических явлений оставалась не разъясненной. Свет на эту область был пролит только Дарвином, который исходил из гениально обоснованной им теории естественного отбора.

ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ДАРВИНА ПО БИОЛОГИИ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ РАСТЕНИЙ И ЗНАЧЕНИЕ ЕГО ТРУДОВ В ЭТОЙ ОБЛАСТИ

Можно считать, что впервые внимание Дарвина было привлечено к вопросам биологии оплодотворения растений, к значению перекрестного опыления и т. д. в 1837 г. Об этом свидетельствует следующий отрывок из его записной книжки: «Растения, имеющие одновременно (в том же цветке) мужские и женские органы, не подвергаются ли они, однако, влиянию других растений? Не дает ли Ляйелль некоторых доказательств этого, утверждая, что трудно сохранить (в чистом виде) разновидности из-за пыльцы других растений? Это могло бы служить доказательством того, что все растения подвержены скрещиванию [intermixture]» (Life and Letters, т. III, стр. 257).

В «Автобиографии» Дарвина мы находим следующие интересные данные о работе гениального натуралиста в этой области: «Летом 1839 г. и, кажется, даже в предшествовавшее лето я начал наблюдать явление перекрестного опыления цветов при содействии насекомых, так как мои соображения о происхождении видов привели меня к заключению, что скрещивание играло существенную роль в поддержании постоянства видовых форм. Я продолжал заниматься этим предметом

в течение каждого последующего лета; интерес, им возбуждаемый, особенно возрос после того, как по совету Роберта Брауна, в ноябре 1841 года я добыл и прочел удивительную книгу Шпренгеля «Das entdeckte Geheimniss der Natur». В течение нескольких лет, предшествовавших 1862 г., я специально изучал оплодотворение наших британских орхидей; мне казалось, что лучший план исследования этого вопроса заключался в том, чтобы возможно полно изучить эту группу растений, вместо того, чтобы воспользоваться громадным запасом фактов, накопившимся у меня по отношению к другим растениям» (1925, I, стр. 34).

Дарвин отмечает здесь же, что еще в 1838—1839 гг. он обнаружил диморфизм у *Linum flavum*. Говоря далее о своей работе над книгой «Действие перекрестного опыления и самоопыления», Дарвин отмечает, что в ней изложены «одиннадцатилетние многочисленные опыты» и что эта книга явится дополнением к «Орхидеям», так как «там я показал, как совершенны средства для достижения перекрестного опыления; здесь я покажу, как важны его последствия» (1925, I, стр. 37).

На протяжении всей своей творческой жизни Дарвин работает в этой области, обсуждает с разных точек зрения вопросы оплодотворения растений, экспериментирует, обобщает огромный фактический материал. Интересно привести следующую «хронологическую справку». В 1842 и 1844 гг. вопрос о значении «перекрестных оплодотворений» затронут в знаменитых «Очерках». В 1857 и 1858 гг. в «Gardeners' Chronicle» появляются статьи Дарвина об опылении мотыльковых. В 1859 г. вопрос о роли скрещивания в эволюции поставлен «во весь рост» в «Происхождении видов». С 1860 по 1862 г. выходят статьи Дарвина, посвященные оплодотворению орхидей, оплодотворению у видов Vinca и др. В 1862 г. появляется труд Дарвина: «Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми». С 1862 по 1869 г. в «Journal of the Linnean Society (Botany) появляется 5 работ» Дарвина, посвященных проблеме гетеростилии, ди- и триморфизма, статья о переносе пыльцы («желтый дождь») в «Gardeners' Chronicle» и дополнение к труду об орхидеях в «Ann. and Mag. of Nat. Hist.». В 1868 г. в «Изменении животных и растений в домашнем состоянии» Дарвин уделяет огромное внимание проблеме скрещивания растений, обсуждая относящиеся сюда вопросы главным образом в главах 15—19-й, и углубляет это обсуждение во 2-м издании (1875 года).

В 70-х годах выходит еще несколько небольших статей Дарвина по вопросам оплодотворения растений и появляются его фундаментальные труды: «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире» (1-е изд.— 1876, 2-е изд.—1879), второе издание «Орхидей» (1877), «Различные формы цветов у растений одного и того же вида» (1-е изд.—1877, 2-е изд.—1880). Дарвин пишет также вступительные статьи к английскому изданию книг, посвященных оплодотворению растений,— Кернера (1878) и Г. Мюллера (вышла в 1883 году). В переписке Дарвина вопросы оплодотворения растений затронуты приблизительно в полутораста письмах, многие из которых представляют, так же как и статьи Дарвина, выдающийся научный интерес.

Внимание, которое Дарвин уделяет на протяжении всей своей жизни этим вопросам, не является результатом случайного увлечения великого естествоиспытателя. Обширнейший материал по вопросам оплодотворения растений служит Дарвину для разработки трех

кардинальнейших проблем биологии, тесно друг с другом увязанных: 1) проблемы филогении, 2) проблемы естественного отбора и 3) проблемы пола.

Выработка приспособлений, «адаптациогенез», — это генеральная линия филогении органического мира. Понять эволюцию — это означает прежде всего дать конкретную картину и строго научное объяснение возникновения, развития и взаимной обусловленности замечательных приспособлений, которыми характеризуются организмы. Трудно найти в биологии более обширный, важный и благодарный материал для этой цели, чем материал, относящийся к биологии оплодотворения растений.

Материалистически истолковать эволюционный процесс, возникновение и развитие органической целесообразности можно только с позиций учения о естественном отборе. Это учение позволило разъяснить биологический смысл «великого закона природы», говорящего о том, что «природа гнушается самооплодотворения и прибегает к перекрестным оплодотворениям». И этот же «великий закон природы» выступает сам как ярчайшая иллюстрация действенности теории естественного отбора.

Проблема пола — одна из основных проблем биологии. В оплодотворении — узел основных вопросов жизнедеятельности организма, его жизненности. Анализ этой проблемы историческим методом, расшифровка смысла и эволюции полового размножения являются необходимым завершением научной теории развития органического мира. Вот почему Дарвин настойчиво обращается к этому материалу и посвящает ему ряд замечательных трудов. Условно можно сказать, что кульминационным пунктом в разработке первой проблемы был труд Дарвина об «Оплодотворении орхидей» (дополненный книгой о «Различных формах цветов»), кульминационным пунктом в разработке второй и третьей проблем была книга о «Действии перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире». Сосредоточим поэтому главное внимание на истории и характеристике этих двух трудов.

Дарвин рассказывает в «Автобиографии», что еще за несколько лет до 1862 г. он начал собирать материал, касающийся оплодотворения орхидей. Фр. Дарвин отмечает, что уже в 1860 г. орхидеи занимали значительную долю внимания его отца. Ряд видов орхидей произрастал в окрестностях Дауна, и это облегчало наблюдения. Летом 1860 г. Дарвин обнаруживает, каким образом насекомые уносят поллинии у *Orchis pyramidalis*. Он описывает это в письме к Гукеру от 14 июля 1860 г., отмечая, что «никогда не видел ничего более прекрасного» (Life and Letters, т. III, стр. 263). «Я был полон восхищения этими приспособлениями», — пишет Дарвин Аза Грею (там же) и восклицает о д-ре Крюгере с о-ва Тринидад: «Счастливый человек, он действительно видел массу пчел, летавших вокруг Catasetum, с поллиниями, приклеившимися к их спинкам» (там же, стр. 264).

В 1860 г. Дарвин печатает в «Gardeners' Chronicle» свою статью об оплодотворении орхидей. Он описывает здесь замечательные факты, касающиеся опыления — оплодотворения *Orchis morio*, *O. mascula*, *O. maculata*, *Gymnadenia conopsea*, *Ophrys muscifera* и *O. apifera*. Особое внимание Дарвин уделяет вопросу о противоречии между структурой пчелиной офрис, приспособленной к перекрестному опылению, и самоопылением, обычно происходящим у этого вида. Дарвин считает, что

самоопыление у этого вида — вторичное явление, не исключающее полностью и перекрестного опыления в отдельные годы или в тех или иных местностях. «Загадка пчелиной офрис» занимает внимание Дарвина и в течение всех последующих лет. Он касается этого вопроса в переписке с Мором в 1860—61 гг. В одном из этих писем (от 17 июля 1861 г.) Дарвин говорит: «Я нашел на другой день массу *Ophrys apifera* с железками поллиний в их кармашках. Все факты ясно свидетельствуют о вечном самоопылении этого вида; все же я не могу проглотить эту горькую пилюлю» (More Letters, том II, стр. 265). В беседе с Н. Муром Дарвин сказал, что он хотел бы прожить несколько тысячелетий, дабы «увидеть вырождение *Ophrys apifera*» (см. примечания 14 и 15 к работе об «Орхидеях» в этом томе).

В переписке в эти годы внимание Дарвина занимает и механизм опыления других видов. В письмах 1861 года к Гукеру Дарвин уделяет большое внимание опылению Cypripedium, Cephalanthera, *Listera ovata* и *L. cordata*, *Neottia nidus-avis*, Habenaria и др. В очень важном письме к тому же адресату (от 22 октября 1861 г.) Дарвин излагает принцип исследования филогенетических связей орхидей на основании расположения сосудистых пучков (так наз. «овариальных сосудов», см. главу VIII) и патетически восклицает: «Я необычайно заинтересован этим вопросом, судьба всей человеческой расы ничто по сравнению с ходом сосудов у орхидей...» (More Letters, том II, стр. 275). В письме к Линдли от 15 декабря 1861 г. Дарвин сообщает о своем важном открытии, заключающемся в том, что «*Catasetum tridentatum* является мужской, *Monachanthus viridis* — женской и *Myanthus barbatus* — гермафродитной формой одного и того же вида» (там же, стр. 280).

Дарвин предполагал напечатать свою работу об орхидеях в трудах Линнеевского общества, но работа разрослась, и он обратился осенью 1861 г. к своему издателю Мёррею с вопросом, не согласится ли тот издать эту книгу, причем со свойственной ему прямотой высказывает Мёррею свое сомнение насчет того, разойдется ли издание. Мёррей дал согласие, и в мае 1862 г. книга вышла в свет, возбудив, как и другие труды Дарвина, огромное внимание ученых.

Второе издание «Орхидей» вышло в свет только через 15 лет. Но за этот промежуток времени на основе дарвиновских идей сформировалась новая отрасль биологической науки — биология цветка. Появилось огромное количество работ, посвященных механизмам опыления и оплодотворению растений, и, в частности, орхидей. Во втором издании своей книги Дарвин приводит список из сорока работ об опылении орхидей, в которых дополнялись и развивались его наблюдения над этими растениями. Переписка Дарвина за эти годы свидетельствует также о его неослабевающем интересе к орхидеям. Так, в письме к Моггриджу (от 13 октября 1865 г.) Дарвин пишет: «Ни один вопрос в естественной истории не интересовал и не поражал меня так сильно, как самооплодотворение пчелиной офрис... Я предполагаю, что паучья и пчелиная орхидеи могут быть перекрестно опыляющейся и самоопыляющейся формой одного вида» (Life and Letters, том III, стр. 276). С Бентамом Дарвин обсуждает вопрос о систематическом положении *Habenaria chlorantha* и *H. bifolia*, с Гукером — механизм цветка Masdevallia, с Д. Скоттом — интересные вопросы о структуре цветка у *Acropera Loddigesii* и *A. luteola*. В первом издании «Орхидей» (стр. 209) Дарвин полагал, что у Acropera имеется разделение полов, аналогичное

Catasetum. Переписка со Скоттом убедила его в противном, что он и отметил во втором издании (стр. 172). Большое внимание уделил Дарвин и наблюдениям Гильдебранда над двойным действием пыльцы у орхидей (речь идет о стимулирующем действии пыльцы на развитие завязи) и вообще поведению пыльцы орхидей. Дарвина продолжает также занимать вопрос о Catasetum. В письме к Ф. Мюллеру (от 25 сент. 1866 г.) Дарвин обсуждает вопрос оплодотворения у орхидей и, в частности, интересный случай резкой самостерильности у Notylia.

Весь этот накопившийся научный материал по оплодотворению орхидей Дарвин обсуждает во втором издании своей книги. Объем книги, естественно, увеличился, в нее включен был новый фактический материал, внесен ряд изменений. В результате этого главы III и V были разбиты каждая на две главы и вместо семи глав первого издания получилось девять глав во втором.

Подверглось изменениям и распределение родов орхидей по главам. Филогенетические вопросы, связанные с гомологией частей цветка орхидей, были перенесены из последней главы в предпоследнюю. В заключительной главе были сделаны небольшие дополнения (о нектаре).

Такова в кратких чертах история работы Дарвина над «Орхидеями». Охарактеризуем теперь основное значение этой работы.

В предыдущем разделе нашей статьи мы показали, что биология цветка, несмотря на замечательную работу Шпренгеля, не развилась, а сама работа Шпренгеля фактически была забыта, не вошла в науку. В этой обширной области биологии не было руководящих принципов и методов исследования. Таковые были даны Дарвином в его «Орхидеях» с позиций теории естественного отбора. «То, что я сейчас разрабатываю на моих орхидеях, является замечательной иллюстрацией закона [естественного отбора]», — писал Дарвин Ляйеллю 2 августа 1861 года (More letters, том I, стр. 190). Дарвин показал, что вся структура и функциональные особенности цветка и отдельных его частей могут быть поняты только как целесообразные *приспособления*, возникшие в процессе эволюции и направленные главным образом на обеспечение перекрестного опыления. Иллюстрировать это положение означало бы пересказывать содержание книги Дарвина. В этом нет необходимости. Ограничимся только ссылкой на один пример. Дарвин дает тончайший анализ структуры поллиниев, их положения в цветке в отношении к рыльцу, морфологических деталей, препятствующих попаданию собственной пыльцы на рыльце. таких поразительных приспособлений, как клейкие диски. Дарвин исследует, с какой быстротой застывает клейкое вещество и как быстро поллиний, приклеившийся к головке насекомого, изменяет свое положение из вертикального в горизонтальное, что обеспечивает его попадание на рыльце другого цветка. При помощи остроумных опытов Дарвин изучает выбрасывание поллиниев под влиянием чрезвычайной раздражимости частей цветка у некоторых видов орхидей, и т. д.

В результате этих исследований Дарвина сделались понятными процесс опыления у орхидей, разнообразные механизмы цветка орхидей. Между тем, если не считать наблюдений, к тому же весьма неполных, Шпренгеля, опыление орхидей оставалось до Дарвина совершенно непонятным. Крупнейшие ботаники Адансон и Б. Жюссье считали, что орхидеи, как правило, самооплодотворяются. Батш и Ричард

полагали, что оплодотворяющее начало пыльцы передается на рыльце через каудикулу, Шкур думал, что пыльца растворяется в клейкой жидкости, а затем всасывается рыльцем, Линк полагал, что ростеллум и является восприимчивым рыльцем и т. п. Если после работ Амичи и Р. Броуна рост пыльцевых трубок в пестиках у орхидей стал ясен, то все же вопросы механизма цветка, способов переноса пыльцы на рыльца и т. п. оставались еще в общем весьма неясными. Всё это еще нагляднее демонстрирует, что Дарвин, взявшийся за разъяснение столь трудного вопроса, как оплодотворение орхидей, добился в этой области действительно большого успеха. Нужно подчеркнуть, что масштаб работы Дарвина был очень велик — им были исследованы виды 29 родов, а в общем в его книге приведен материал приблизительно по 60 родам и 150 видам орхидей. Таким же образом, как это он делает в отношении поллиниев, Дарвин анализирует и другие части цветка, например губу венчика, ее роль, как «посадочной площадки» для насекомых, ее структуру, направленную к тому, чтобы выгодным для опыления цветка образом ориентировать тело насекомого. Дарвин открывает загадку нектароносности цветка орхидей, показывает, что у большинства видов нектар содержится не в виде свободного выделения, а в толще тканей, показывает, что некоторые виды орхидей привлекают насекомых сочными выростами, гребешками и т. п. на губе венчика. Расшифровка биологического смысла всех этих приспособлений — огромная заслуга Дарвина.

Но анализ той или иной структуры с позиций теории естественного отбора не ограничивается выяснением ее приспособительного значения. Необходимо показать, каким образом возникло и развилось это приспособление, каково его отношение к другим приспособлениям. Нужно уметь также выяснить границы действия приспособления, показать его исторически обусловленную, относительную целесообразность. Все это в блестящей форме проведено Дарвином. На каждом шагу он анализирует филогению приспособлений, ступени возникновения адаптаций. Этот материал особенно выпукло подан в последних главах при анализе проблемы гомологии у орхидей. Дарвин показывает, как, исходя из единого предкового типа, развивались различные структуры цветка орхидей, «отливавшиеся» в форму замечательных приспособлений. Эволюция этой группы растений показана как эволюция, идущая на основе отбора приспособлений. Эта концепция Дарвина наносит сокрушительный удар по идеалистическим представлениям об «идеальном плане цветка орхидей», выявлением которого якобы являются гомологии, и показывает силу материалистического, исторического метода исследования. «Можем ли мы чувствовать себя удовлетворенными, — пишет Дарвин, — сказав, что каждый вид орхидей, как мы теперь это видим, создан по известному «идеальному типу», что всемогущий творец, наметив единый план для всего этого отряда, не отступил от него, что он, таким образом, заставил один и тот же орган испытывать различные функции, часто весьма маловажные по сравнению с той, какая ему свойственна, превратил другие органы в бесполезные рудименты и расположил все их таким образом, как будто бы они должны были находиться отделенными один от другого, а затем заставил их срастись. Не проще ли и не понятнее ли тот взгляд, что орхидеи всем, что они имеют общего, обязаны происхождению от какого-то однодольного растения,... и что цветок орхидей обязан своим теперешним столь

удивительно измененным строением длинному ряду медленных видоизменений, из которых сохранялось каждое изменение, полезное для растения, в течение тех непрерывных перемен, которым подвергался органический и неорганический мир» (см. этот том, стр. 226). При этом Дарвин прекрасно показывает, как происходит эволюционное преобразование органов на основе смены функций.

Отдельные приспособления рассматриваются Дарвином на фоне организма как целого. Дарвин приводит изумительные примеры того, что теперь именуется «эволюционными координациями». Сюда относится обнаруженная им связь между быстротой, с которой застывает липкое вещество, прикрепляющее поллиний к телу насекомого, и способами задержания насекомого в течение большего или меньшего времени на данном цветке (в связи с большей или меньшей доступностью нектара). Сложность приспособлений к перекрестному опылению орхидей Дарвин связывает с тем, что у этих растений вырабатывается относительно небольшое количество пыльцы и необходимо ее экономно расходовать.

Дарвин подчеркивает везде историчность и ограниченность, относительность даже тех изумительных приспособлений к опылению, которые мы находим у орхидей, показывает, что узкая специализация имеет как положительные, так и отрицательные стороны.

Очень правильно оценивает Дарвин и явления самоопыления вообще, и у орхидей в частности. Он показывает, что явление это относительно редкое. Сейчас мы действительно знаем, что из 15 000 видов орхидей оно обнаружено примерно у 150 видов, т. е. у 1%! Главное же — это то, что Дарвин сумел показать, что к самоопылению растение прибегает в тех случаях, когда почему-либо затруднено перекрестное опыление, ибо, рассуждает он, лучше оставить семена от самоопыления, чем не оставить их совсем. Иначе говоря, в растительном мире самоопыление играет роль «страховки», вспомогательного средства. Сейчас нам известно, что даже растения-самоопылители обнаруживают это свое свойство отнюдь не в абсолютной форме!

Таково, в самых общих чертах, значение замечательной книги Дарвина об «Орхидеях». Эта, в сущности очень специальная, книга читается с неослабевающим интересом. Но когда мы читаем эту книгу, перед нами все время встает один вопрос, «незримо витающий» в каждой главе сочинения Дарвина: в чем же заключается более глубокий смысл всех этих замечательных приспособлений к перекрестному опылению? Почему «природа самым торжественным образом заявляет нам, что испытывает отвращение к постоянному самооплодотворению»? (этот том, стр. 254). Или иначе говоря: если естественный отбор закрепил в растительном мире в качестве господствующей формы размножения перекрестное опыление, то какие выгоды дает оно организму, в чем его смысл и значение?

Дарвин задумывался над этим на протяжении всей своей научной деятельности, ибо этот вопрос действительно является одним из фундаментальнейших вопросов биологии. «Я часто размышлял, — пишет Дарвин Ляйеллю в 1861 году, — над вопросом о различиях полов и всегда приходил к выводу, что мы еще очень мало знаем, чтобы рассуждать на эту тему. Ни один физиолог не может догадаться, почему два элемента необходимы для образования нового организма и, дальше,

почему природа стремится соединить два элемента от двух [разных] особей» (More Letters, I, стр. 190).

«Я склонен думать,— пишет Дарвин Аза Грею в 1857 г.,— что не существует ни одного организма, который бы постоянно самооплодотворялся» (More Letters, II, стр. 252). В своей статье 1858 года «Об участии пчел в опылении мотыльковых растений и о скрещивании фасоли» (перевод которой дан в этом томе) Дарвин пишет: «Много лет тому назад Эндрю Найт выдвинул положение, что ни одно растение не самоопыляется беспрерывно из поколения в поколение. После достаточно тщательного исследования данного вопроса я сильно склонен думать, что это является законом природы во всем растительном и животном царствах. Я хорошо знаю, что здесь имеется несколько трудных моментов» (этот том, стр. 634). В IV главе «Происхождения видов» Дарвин говорит о «перекрестных оплодотворениях» как об «общем законе природы». «Я буду чрезвычайно удивлен, — пишет Дарвин Гильдебранду в 1866 г., — если вы не придете окончательно к тому же выводу, как и я, что множество прекрасных приспособлений показывают, что все растения нуждаются иногда *по какой-то неизвестной причине* в оплодотворении пыльцой другой особи» (More Letters, том II, стр. 344. Подчеркнуто мною.— *И. П.*).

Впрочем, эта причина не была вполне неизвестной Дарвину, он догадывался о ней, глубокое знакомство с практикой получения новых животных и растительных форм подсказывало ему, в чем здесь дело.

Уже в знаменитом «Очерке 1842 года» Дарвин отмечает распространенность в природе «перекрестных оплодотворений», говорит об их возможной роли и пишет: «Этот вывод подтверждается дурными результатами повторных родственных скрещиваний; хорошие результаты скрещивания, возможно, аналогичны хорошим результатам изменения условий» (1939, стр. 82). К этой мысли Дарвин возвращается в «Очерке 1844 года», а в «Происхождении видов» уже с большей определенностью он говорит о том, что «...происшедшая от этого скрещивания молодь будет настолько *превосходить силой и плодовитостью* потомство, полученное от продолжительного самооплодотворения, что будет иметь больше шансов на выживание и размножение...» (1939, стр. 345. Подчеркнуто мною. — *И. П.*).

В «Изменении животных и растений в домашнем состоянии» (уже в 1-м издании этого труда, относящемся к 1868 году) Дарвин ясно говорит о том, что растения и животные, происшедшие от скрещиваний, обладают большей конституциональной силой и плодовитостью, и именно поэтому в эволюции организмов естественный отбор закрепил «чужеоплодотворения». «Выгода, проявляющаяся в большей крепости организма и происходящая от случайного скрещивания между особями одной и той же разновидности, принадлежащими к разным семьям, или же между самостоятельными разновидностями, не была предметом таких подробных и частых рассуждений, как вредные последствия скрещивания чересчур близких родственников. Но первая сторона вопроса,— продолжает Дарвин, — наиболее важная, поскольку относящиеся к ней доказательства более решительны» (1941, стр. 364). Смысл «великого закона природы» (выражение Дарвина) именно в биологической выгоде скрещивания! Здесь же Дарвин развивает мысль о том, что выгода скрещивания— в сочетании двух конституций, по-разному сформировавшихся в разных условиях существования.

И в этой связи он ставит величайшей важности вопрос о «полезном влиянии легких изменений в условиях существования».

Нужно, однако, отметить еще одно любопытное обстоятельство. У Дарвина имеется и «вторая линия» рассмотрения эволюционной роли скрещивания. Он неоднократно возвращается к мысли о том, что скрещивание приводит к сглаживанию небольших различий, возникающих в пределах вида, и этим поддерживает постоянство видовых форм. Конечно, эта концепция только внешне напоминает соответствующее высказывание Найта, ибо Найт исходил из библейской догмы о неизменности видов, Дарвину же эта мысль была подсказана, повидимому, распространенным в то время представлением о «поглощающем влиянии скрещивания». К тому же Дарвин отмечает, что скрещивание выполняет и прямо противоположную функцию, в ряде случаев повышая изменчивость и расшатывая видовые формы. Но так или иначе, это представление о скрещивании как о «сглаживающем факторе» является далеко не четким и, с нашей точки зрения, весьма уязвимым. Интересно, однако, что и сам Дарвин, возможно, почувствовал в этом вопросе нечто неясное, ибо в «Действии перекрестного опыления...» все внимание уделено биологической полезности скрещивания в смысле повышения жизненности организма, а указанная вторая сторона вопроса почти не затрагивается.

Таким образом, в 60-х годах в сознании Дарвина сложилось уже в ясной форме представление о выгодах перекрестного оплодотворения растений, и он счел необходимым добыть «решающие доказательства» постановкой прямых экспериментов.

Когда именно Дарвин начал свои эксперименты? В письме к Аза Грею Дарвин пишет: «... я сейчас как раз начал обширные эксперименты по проращиванию семян и выращиванию молодых растений, происшедших как из пестика, оплодотворенного пыльцой того же цветка, так и из пестика, оплодотворенного пыльцой другого растения той же или иной разновидности» (Life and Letters, т. III, стр. 290). Письмо датировано 10-м сентября 1866 года.* Нужно думать, что в 1866 г. Дарвин проращивал семена, полученные от скрещиваний, проведенных в 1865 г. В 1875 году (13.XI) Дарвин пишет Геккелю: «Я сейчас прилежно составляю отчет о десятилетних опытах над плодовитостью и ростом растений, выращенных из перекрестноопыленных и самоопыленных семян. Изумительно, какое действие производит пыльца растительной особи, которая была подвержена воздействию иных условий существования, на потомство, по сравнению с пыльцой того же самого цветка или пыльцой другой особи, но которая была длительное время подвержена действию одинаковых условий. Вопрос этот касается основного принципа жизни, который, как мне кажется, всегда требует изменения в условиях [существования]» (More Letters, т. II, стр. 406).

В этом очень важном письме имеется также указание и на начало опытов: десять лет тому назад, т. е. в 1865 г. В первом издании «Изменений животных и растений в домашнем состоянии» (1868) Дарвин уже мог сослаться на свои эксперименты над *Ipomoea purpurea* и *Mimulus luteus*. Интересно, что он оперирует здесь данными по трем поколениям, что опять-таки говорит о начале опытов летом 1865 года.

* Отметим, однако, что Френсис Дарвин, издавший письма отца, не вполне уверен в точности этой даты и ставит 1866 г. с знаком вопроса.

В 1876 году, 10 ноября, тиражом в 1500 экземпляров выходит, наконец, замечательный труд Дарвина «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире», в котором приведены результаты тщательных и необычайно трудоемких опытов с 57 видами растений. Эти опыты и глубокий теоретический анализ, проведенный Дарвином, дали ему возможность окончательно обосновать положение о преимуществах, точнее о необходимости, перекрестного опыления. Этот труд Дарвина является «одним сплошным аргументом» в пользу развиваемого им положения.

Труд Дарвина является полным и убедительнейшим обоснованием (великого закона» о преимуществах перекрестного опыления растений «и, соответственно, неродственных скрещиваний животных). Дарвин чрезвычайно убедительно показал в своем труде многостороннее положительное действие перекрестного опыления на различные признаки растений и вред длительного самоопыления. Общий вывод заключается в том, что в скрещивании залог жизненности организма. Доказательства этого положения приведены Дарвином на чрезвычайно обширном, тщательно изученном экспериментальном материале. Объектами его основных опытов явились растения 57 видов, принадлежащие к 30 семействам и 52 родам. Кроме того, отдельные опыты и наблюдения (описанные главным образом в X главе) были сделаны еще на нескольких десятках видов растений. В основных опытах, посвященных сравнению в разных поколениях потомства, происшедшего от самоопыления, с потомством от перекрестного опыления учитывался ряд признаков, и прежде всего — высота, вес и плодовитость потомков.

Растения выращивались как в горшках, так и на грядках, в посевах разреженных и сгущенных. При этом Дарвин принимал необходимые меры для обеспечения одновозрастности сравниваемых растений. Растения в ряде случаев находились под изоляторами (см. также примечание 8 к «Действию»). Особенно обширные и многолетние опыты были проведены Дарвином над *Ipomoea purpurea*, *Mimulus luteus*, *Eschscholtzia californica*, *Dianthus caryophyllus*, *Petunia violacea*, *Nicotiana tabacum*. Все эти опыты наглядно показали огромные преимущества перекрестного опыления над самоопылением, большую конституциональную силу, высоту, вес и плодовитость растений, происшедших от перекрестного опыления. Так, например, отношение средней высоты перекрестноопыленных растений десяти поколений *Ipomoea purpurea* к самоопыленным равно 100 к 77, веса—100 к 44. Аналогичные цифры для высоты трех поколений *Mimulus luteus* — 100 : 65, для высоты *Petunia violacea* — 100 : 71, и т. д.

Однако не скрещивание само по себе обусловливает благоприятный эффект, а то обстоятельство, что скрещивающиеся организмы конституционально отличаются друг от друга в какой-то степени, благодаря тому, что они развивались в разных условиях среды, в разных условиях существования. «...Небольшое изменение жизненных условий является благотворным для всех растений и животных», — пишет Дарвин (этот том, стр. 617). Эта мысль является основной для всего труда Дарвина и иллюстрируется также убедительными экспериментальными данными (показ чувствительности половой конституции, уменьшение благоприятного эффекта при воспитании в сравнительно однообразных условиях, значение скрещивания со «свежей линией» и т. д.). Особенно важны для доказательства этого положения опыты

Дарвина с Ipomoea, Mimulus, Petunia, Dianthus и др., в которых применялось скрещивание с растениями, выросшими в иных местностях, в иных условиях среды, так наз. «скрещивание со свежей линией». Чрезвычайно благоприятный эффект скрещивания со свежей линией, или, иначе говоря, — воспитания организмов в разных условиях существования, наглядно демонстрируется опытами Дарвина. Дарвин выясняет также значение скрещивания между цветками одной и той же особи по сравнению с самоопылением и перекрестным опылением. Он склоняется к мысли, что подобное скрещивание (так наз. гейтоногамия) может дать положительный эффект, хотя и очень незначительный (см. также примечание 12 к «Действию»).

Важно развиваемое Дарвином положение о том, что не только отдельные морфологические признаки испытывают благоприятное действие перекрестного опыления, но что в результате перекрестного опыления возрастает конституциональная сила, увеличивается общая жизненность растений. Дарвин доказывает это, исследуя действие на молодые растения низкой температуры, внезапных изменений температуры, выращивания в неблагоприятных условиях. Дарвин показывает, что перекрестноопыленные растения обыкновенно цветут раньше самоопыленных и являются более стойкими к климатическим невзгодам. Самоопыленные растения склонны к преждевременному отмиранию.

Очень большое внимание Дарвин уделяет влиянию перекрестного опыления и самоопыления на плодовитость растений. Опыты Дарвина показали огромное влияние перекрещивания на плодовитость растений. Так, например, в девятом поколении *Ipomoea purpurea* число коробочек на перекрестноопыленных растениях относилось к числу коробочек на самоопыленных растениях, как 100 к 25. У *Mimulus luteus* при учете числа коробочек и среднего веса семян в одной коробочке и при сравнении эффекта самоопыления с эффектом скрещивания со свежей линией это отношение оказывается даже равным 100 к 3. У *Ciclamen persicum* в аналогичных опытах семена образуются в отношении 100 к 12, у *Anagallis collina* — 100 к 8, и т. д. В этой связи Дарвин уделяет специальное внимание вопросу о самоплодовитости и самостерильности растений. Рассмотрев данные по 125 видам, Дарвин приходит к выводу, что более половины этих видов стерильны в той или иной степени при устранении насекомых. Перекрестное опыление является жизненной необходимостью для большинства растений, и этим объясняются многочисленные приспособления к таковому, правильно истолкованные Шпренгелем и другими исследователями.

В главе X, посвященной способам опыления, Дарвин анализирует, — как на основании собственных наблюдений, так и ссылаясь на данные других исследователей, — многочисленные приспособления растений к перекрестному опылению и соответственные механизмы цветков (дихогамия, морфологические особенности в строении цветков и т. д.). Растения, опыляющиеся перекрестно при содействии насекомых, обнаруживают приспособления к насекомым-опылителям. В свою очередь и насекомые-опылители обнаруживают в строении тех или иных своих органов, в своих инстинктах определенные приспособления в отношении растений. Описанию и анализу этих замечательных взаимных приспособлений Дарвин посвящает XI главу своего труда.

Но Дарвин не останавливается на этих, если так можно выразиться, «внешних» приспособлениях к перекрестному опылению. Он создает

замечательную по своей глубине концепцию оплодотворения, которая глубоко проникает в существо интимнейших физиологических процессов, характеризующих это важнейшее биологическое явление. «Оплодотворение какого-либо из высших растений, — пишет Дарвин, — зависит в первую очередь от взаимодействия пыльцевых зерен с выделением рыльца или с его тканями, а позже — от взаимодействия содержимого пыльцевых зерен и семяпочек. Обоим взаимодействиям, если судить по возрастанию плодовитости родительских растений и по увеличению силы роста у потомства, благоприятствует некоторая степень дифференциации элементов, которые взаимодействуют и соединяются воедино таким образом, что образуют новый организм» (этот том, стр. 618). Дарвин показывает, что эти физиологические процессы взаимодействия имеют глубокий биологический смысл, так как обычно обнаруживается «prepotent fertilising influence», т. е. преобладающее влияние в оплодотворении чужой пыльцы. Дарвин вплотную подходит здесь к пониманию избирательности оплодотворения, которая вместе с «внешними механизмами цветка» обеспечивает перекрестное оплодотворение. Именно в этой связи Дарвин углубляет анализ явлений самостерильности (см. также примечания 2, 26, 55, 78 к «Действию»). Таким образом, Дарвин дал нам набросок той глубокой биологической теории оплодотворения, блестящее развитие которой мы находим в дальнейшем в трудах И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко.

Значительное место в труде Дарвина уделяется также вопросу об эволюции форм размножения в растительном мире. Дарвин показывает, например, взаимоотношение самоопыления и перекрестного опыления, считая, что самоопыление выступает обычно у ряда видов или в определенных условиях, как вспомогательное, «страховочное» средство, обеспечивающее размножение вида в тех случаях, когда перекрестное опыление по тем или иным причинам не может быть гарантировано (очень интересен в этой связи, например, анализ клейстогамии). Дарвин высказывает и интересные соображения о связи ветроопыления и опыления насекомыми.

В заключение Дарвин смело ставит большой общебиологический вопрос о сущности и происхождении пола и на основании всего приведенного им материала намечает правильный путь для его разрешения. «Почему, — спрашивает Дарвин, — в таком случае развились два пола и почему существуют самцы, которые не в состоянии сами производить потомство? Ответ на это, как я в этом почти не сомневаюсь, *заключается в той большой выгоде*, которая проистекает от слияния двух несколько дифференцированных особей; и, за исключением наиболее низко стоящих организмов, это возможно лишь при помощи половых элементов, так как последние состоят из клеток, отделяющихся от тела, содержащих в себе зачатки каждой части организма и способных полностью сливаться друг с другом... И этот факт вполне достаточен для того, чтобы объяснить происхождение половых элементов, т. е. генезис двух полов» (этот том, стр. 622. Подчеркнуто мною.— *И. П.*).

Мы остановились только на некоторых важнейших мыслях Дарвина, дабы подчеркнуть, каким крупным вкладом в науку является указанный труд Дарвина. И для биологов и для практиков сельского хозяйства этот труд Дарвина является неоценимым руководством к действию.

Через год после выхода в свет рассматриваемого труда, в 1877 году, вышло и сочинение Дарвина «Различные формы цветов у растений одного

и того же вида», в котором был рассмотрен огромный материал о диморфных и триморфных растениях, о формах «распределения полов» в растительном мире и т. д. Этот труд Дарвина в известном смысле дополнял «Орхидеи» и «Действие». Мы не останавливаемся на значении этого труда, отсылая читателя к 7-му тому настоящего издания и к вводной статье проф. А. П. Ильинского (1949) в этом томе.

И в дальнейшие годы Дарвин продолжал живо интересоваться вопросами оплодотворения растений. Характерна его фраза в письме к Г. Мюллеру от 20 сентября 1878 г.: «Ничто в моей жизни не интересовало меня больше, чем оплодотворение таких растений, как Primula и Lythrum, или еще Anacamptis и Listera» (More Letters, т. II, стр. 419). Вопросам оплодотворения растений Дарвин посвятил в последние годы своей жизни ряд небольших статей, и еще при его жизни вышли вторым изданием «Действие» (1878 г.) и «Различные формы цветов» (в 1880 г.). Все эти труды Дарвина по вопросам оплодотворения растений открыли новую, чрезвычайно важную, область науки.

ВОСПРИЯТИЕ И РАЗВИТИЕ ИДЕЙ ДАРВИНА ПО ВОПРОСАМ БИОЛОГИИ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Исследования Дарвина по биологии цветка и оплодотворению растений встретили на Западе, как и многие другие труды гениального натуралиста, двойственное отношение.

С одной стороны, плодотворность идей, высказанных Дарвином, была столь велика, что они стали основой целой новой отрасли науки — «биологии цветка» и отразились на ряде других областей биологии. С другой стороны, материалистическая устремленность исследований Дарвина, новые доставленные им подтверждения теории естественного отбора снова восстановили против Дарвина биологов-идеалистов, вызвали и продолжают вызывать в настоящее время резко критические выступления ряда реакционных ученых.

Важные исследования Гильдебранда, Г. и Ф. Мюллеров, Дельпино, Скотта, Кернера и др., пробужденные к жизни трудами Дарвина, знаменовали начало биологии цветка, «антэкологии». Многие из этих ученых были непосредственно связаны с Дарвином, находились с ним в переписке, развивали и продолжали его труды.

Так, Гильдебранду принадлежат важные исследования гетеростилии у видов Primula, Pulmonaria, Linum, Oxalis. В 1865 г. Гильдебранд выступил с принципиально важной работой, в которой опытами доказывалось значение дихогамии, как предпосылки для чужеопыления, на примере *Geranium pratense* и *Digitalis purpurea* (F. Hildebrand, 1865). Помимо большого количества отдельных исследований, Гильдебранд опубликовал в 1867 г. важную работу о «Распределении полов у растений», в которой классифицируются приспособления к оплодотворению и разные формы цветов с точки зрения их половых отношений. Подкрепляя позиции Дарвина, Гильдебранд на основании своих исследований приходит к следующему выводу: «Устройство большинства цветков таково, что самоопыление не имеет места, а обеспечивается перенос пыльцы с цветка на цветок... Не существует, вероятно, ни одного цветкового растения, у которого чужеопыление, хотя бы у части цветков этого растения, было бы невозможным и, наоборот, единственно

возможным было бы постоянное самоопыление; поэтому нет ни одного цветкового растения, которое бы доставляло доказательства против закона об избегании постоянного самоопыления и самооплодотворения» (F. Hildebrand, 1867, стр. 81—82).

Важные работы были выпущены Дельпино (Delpino, 1868—1869, 1875); на них также часто ссылается Дарвин. Дельпино говорит о «великом законе дихогамии или перекрестного оплодотворения» и исследует проявление этого закона на очень большом количестве растительных видов. Дельпино исследует множество специальных приспособлений к опылению, классифицирует их. Он рассматривает различные корреляции, взаимоприспособления цветов и насекомых и различает главные типы приспособления цветов к насекомым-опылителям. Он изучает антэкологические отношения в пределах близкородственных групп растений, дает своего рода «сравнительную биологию цветка», например, у Papilionaceae, обнаруживает своеобразную дихогамию у некоторых однодомных растений и осуществляет еще много отдельных исследований. Нужно, правда, указать, что общетеоретические воззрения Дельпино неприемлемы, — он был идеалистом, сторонником модернизованной телеологии, склонялся к автогенезу.

Очень большое внимание Дарвин уделяет работам и Г. Мюллера. Работа этого ученого «Опыление цветов насекомыми и их взаимная приспособленность» (H. Müller, 1873) вышла в Англии с предисловием Дарвина. Значение этой работы, как и другой, позднейшей работы Г. Мюллера «Альпийские цветы» (1881), весьма велико. Центр тяжести переносится здесь на исследование насекомых-опылителей. Наблюдения в природе, «статистика посещений» цветов насекомыми должны показать, в какой мере и к каким насекомым приспособлены цветы и какие насекомые приспособлены к ним. На основании детального исследования опыления в естественной обстановке около 400 видов растений Мюллер устанавливает основные категории цветов по их отношению к насекомым, дает классификацию, которая сохранила свое значение и по настоящее время (см. примечание 94 к «Действию»). Категории взаимоприспособлений цветов и насекомых с точки зрения Мюллера являются ступенями приспособления в эволюционном смысле (1881, стр. 494—511). Категории эти весьма динамичны и, в зависимости от конкретных экологических условий, связаны друг с другом взаимопереходами. Подобный подход к классификации этих приспособлений является более правильным, чем подход Дельпино, разделившего приспособления на 9 групп, 13 типов и 47 подтипов по различным формальным признакам.

Интересны также работы Мюллера об изменчивости структуры цветка и распределении полов у растений. Мюллер сторонник теории естественного отбора и дарвиновских взглядов о пользе перекрестного опыления. «Имеются, — пишет Мюллер, — прочные основания предполагать, что объяснение механизмов цветка должно покоиться только на достаточном и доказуемом допущении, что потомство от перекрестного опыления является более мощным, чем потомство от самоопыления» (1873, стр. 21). В то же время, учитывая, что некоторые растения более или менее часто самоопыляются, Мюллер показывает, что и это имеет значение в качестве «вспомогательного средства» в тех случаях, когда перекрестное опыление почему-либо затруднено, ибо, — пишет Мюллер, — «размножение самоопылением все же безусловно

выгоднее, чем полное отсутствие оплодотворения и размножения» (1881, стр. 444). С этих позиций Мюллер рассматривает и главные направления в эволюции форм размножения у цветковых растений. Г. Мюллер правильно критикует телеологические взгляды Дельпино.

Много важных исследований сделал и Фриц Мюллер (обнаружение своеобразных механизмов цветка ряда растений и различных стадий формирования этих приспособлений, изучение явления самостерильности и т. д.). Дарвин называл Ф. Мюллера «королем наблюдателей», но несомненно, этот выдающийся натуралист был не только превосходным наблюдателем, но и глубоким теоретиком. Он резко критиковал идеализм — телеологию в биологии, критиковал, опираясь на материалы по биологии оплодотворения, Вейсмана за его метафизическую и идеалистическую теорию зародышевой плазмы, показывал изменение наследственности под влиянием условий существования и приблизился к концепции множественности оплодотворения.

Много конкретных данных внесли в биологию цветка также Аксель, Эррера и Гэверт, Ашерсон, Кернер, Скотт и др. В конце прошлого и в начале нашего века появился ряд сводок, обобщивших несколько тысяч накопившихся к этому времени исследований по биологии цветка (сводки Кнута, Лёва, Кирхнера и др.). Фактически материал в этом направлении накапливается отдельными исследователями и в наше время.

Если в этой области значительное (хотя, как мы покажем, не исключительное) место занимали положительные исследования, то в ряде других областей биологической науки рассматриваемые ботанические исследования Дарвина подверглись на Западе резкой критике. Во главе этой критики шли генетики реакционного вейсманистского направления. Характерно, что одним из первых обрушился на «Действие перекрестного опыления...» реакционер-идеалист Бэтсон, считавший, что Дарвин, мол, ничего не доказал, так как работал с «генетически нечистым материалом». Сам Вейсман, замалчивая работы Дарвина о значении перекрестного опыления, в противовес им создал свою идеалистическую, метафизическую «теорию амфимиксиса», которая, абсолютизируя явления полового размножения, сводит все эволюционные новообразования к смешению неизменных и независимых от условий существования «зародышевых плазм». Фриц Мюллер в письме к Э. Краузе (от 11 июля 1895 г.) писал по этому поводу: «Вообще же книга Вейсмана о значении полового размножения в первую очередь основательно поколебала мое доверие к его выводам. Удивительно при этом, что он ни словом не упоминает книгу Дарвина о перекрестном опылении и самоопылении, в которой дается на основании одиннадцатилетних опытов совершенно удовлетворительный ответ по данному вопросу». В письме к Э. Геккелю (от 28 марта 1893 г.) Ф. Мюллер указывает, говоря о вейсмановской теории амфимиксиса, что эта теория уходит от дарвиновского понимания значения перекрестного опыления и что «для обоих характерных утверждений Вейсмана о том, будто половое размножение является единственным источником изменений, необходимых для превращения видов, и что приобретенные признаки не могут унаследоваться, я не нахожу в «амфимиксисе» никаких новых фактов... Если же смешение само по себе не может дать ничего действительно нового, то это новое не может никогда произойти просто от родительской или прародительской зародышевой плазмы, а должно быть обусловлено

внешними воздействиями, т. е. должно быть не унаследовано, а приобретено, и этим, как мне кажется, унаследование приобретенных признаков доказывается так же хорошо, как и зарождение первых живых существ без родителей, если бы даже то и другое нельзя было доказать опытом и наблюдением. Но что касается унаследования приобретенных признаков, то я не оставляю надежды доказать это и опытом». Таковы меткие замечания Ф. Мюллера. Известно, однако, что менделевско-моргановская генетика продолжала и в этих вопросах линию самого Вейсмана и у генетиков-вейсманистов стало модным третировать эти работы Дарвина как «пройденный этап». Нет необходимости останавливаться на многих критических выступлениях, так как все они повторяют друг друга, и поэтому мы рассмотрим только одно из них — книгу Иста и Джонса «Инбридинг и аутбридинг» (East and Jones, 1919). Эти авторы голословно утверждают, что Дарвин доказал не преимущества перекрестного опыления, а только... «гомозиготацию при инбридинге». Авторы идеалисты-автогенетики, отрывающие организм от среды, упрекают Дарвина и за то, что он доказал чувствительность к влияниям среды половой системы организмов, «но, — заявляют они, —легко понять, почему он держался так упорно этого взгляда, если вспомнить его веру в действие среды на организмы» (стр. 116).

Сделав целый ряд подобных же упреков по адресу Дарвина, авторы все же становятся перед необходимостью прямо ответить на вопрос, чем же объяснить столь обычно наблюдаемое повышение жизнеспособности, конституциональной силы и плодовитости организма (так наз. гетерозис) после скрещиваний и падение жизнеспособности вплоть до дегенерации при длительном инбридинге. Оказывается, и то и другое объясняется случайной комбинаторикой генов. «К сожалению, во времена Дарвина ключ к разрешению проблемы инбридинга отсутствовал. Работа Менделя была неизвестна, принципы наследования отдельных признаков, расщепления и случайной комбинаторики Дарвин не мог знать» (стр. 118). Как известно, вейсманистская генетика объясняет гетерозис гипотезой случайного сочетания доминантных генов и рядом аналогичных гипотез. Дурные последствия инбридинга объясняются таким же случайным сочетанием болезнетворных генов. Но достаточно спросить, чем же объясняется *постоянно наблюдающаяся направленность в результатах*, с одной стороны, аутбридинга, а с другой — инбридинга, как все эти формально-генетические интерпретации обнаруживают полную свою несостоятельность. Если дело в одной статистической вероятности, то можно было бы ожидать и при аутбридинге и при инбридинге столько же плюс-вариантов, как и минус-вариантов. Можно ли было бы ожидать положительного эффекта, например, от внутрисортового скрещивания растений, если бы все дело было в случайной комбинаторике генов? Конечно, нет.

Отрицательное отношение генетиков-вейсманистов к идеям Дарвина выражается также в ошибочной трактовке ими проблемы пола, оплодотворения. Американский генетик Л. Донкастер пишет: «Замечательно, что *независимо* от основных свойств живого вещества — ассимиляции, раздражимости, роста и т. п. — ни один признак так широко не распространен, как пол... Хотя пол обнаружен у большинства организмов, *нельзя сказать с уверенностью, что он является необходимым свойством живых существ*, а действительная природа пола остается, очевидно, непроницаемой тайной». Эти слова Донкастера справедливо показались

нелепостью знаменитому американскому селекционеру-дарвинисту, «непризнанному» официальной морганистской генетикой,—Лютеру Бербанку, который, отстаивая дарвинистическую точку зрения и критикуя Донкастера, писал: «Мы знаем также, что растения и животные, воспитанные в течение ряда поколений в различных окружающих условиях, приобретают различные свойства и различный внешний вид, а с течением времени и различия в строении. Каждый вид имел свой особый путь приспособления к среде; нельзя также найти двух особей любого вида, которые были бы в точности похожи друг на друга, хотя они и имеют сходные свойства. При слиянии свойства передаются по наследству, скрытно или явно, одному или многим потомкам. *Повторное слияние при скрещивании дает дополнительную возможность для приспособления к постоянно изменяющейся внешней среде*; другими словами, способность к изменчивости, приспособлению к изменяющимся внешним условиям, дополняемая признаками, благоприятствующими виду, закрепленными естественным отбором, дает потомству новую способность к продвижению вперед» (Бербанк, 1940, стр. 3—4. Подчеркнуто мною. — *И. П.*). Вся методологическая порочность и реакционность вейсманистской концепции стала особенно очевидной после августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 года.

Резкую атаку дарвиновских взглядов вели и ведут также представители реакционнейшей, так наз. «идеалистической морфологии» — Гебель, Тролл и др. Если генетики-вейсманисты сосредоточили огонь на взглядах Дарвина, высказанных им в «Действии перекрестного опыления...», то морфологи-идеалисты взяли в качестве основного объекта нападения дарвиновские «Орхидеи». Морфологи-идеалисты — сторонники «логоса», платоновских идей, энтелехии и прочих идеалистических измышлений. Они являются скрытыми антиэволюционистами и полагают, что разные формы организмов образуются в соответствии с некоей идеей, идеальным планом, без всякого отношения к приспособлению. Курьезно при этом, что эти махровые идеалисты не находят ничего лучшего, как обвинить Дарвина в телеологии! Все то, что Дарвин писал по адресу сторонников «идеального плана» (см. выше), полностью можно применить к Гебелю, Троллу и др.

Два примера покажут, чего стоит аргументация этих морфологов. Гебель (Goebel, 1924) критикует представление о том, что ресупинация губы венчика орхидей (ее поворот на 180° книзу, в результате чего она образует заметную и удобную посадочную площадку для насекомых) полезна, и считает ее выражением «внутренней склонности к асимметрическому росту». При этом он ссылается на то, что у многих орхидей такой ресупинации вообще нет. Гебель, однако, забывает, что приспособления к одной и той же функции достигаются весьма различными путями у разных видов. Поэтому, например, у Stelis опускается книзу и образует посадочную площадку для насекомых один из чашелистиков, а у Cycnoches — колонка. Бывает, что положение всего соцветия таково, что губа обращена книзу, и тогда, естественно, нет специальной ресупинации губы. Иногда губа венчика выполняет иные функции; так, например, у *Gongora galeata* губа вместе с гиностемиумом образует «узкий проход», ориентирующий движение насекомого, что очень важно при удалении поллиниев.

Тролл (Troll, 1928, 1942) высмеивает дарвиновские представления о целесообразности формы и окраски губы венчика орхидей и считает,

что здесь все дело в «выявлении некоего идеального типа». Тролл, например, пишет о губе венчика у *Ophrys muscifera*: «В этой губе невоспитанная в духе морфологии фантазия усмотрела подражание мухе» (Troll, 1928, стр. 227). Блестящие экологические эксперименты Пуйяна показали, однако, что не только «невоспитанная фантазия» принимает части цветка офрисов за насекомое, но и... сами насекомые! Самцы некоторых насекомых принимают цветок офрис за самок, ведут себя соответственно и этим способствуют опылению орхидей (см. примечание 14 к «Орхидеям»).

Нет необходимости приводить дальнейшие рассуждения «идеалистических морфологов». Интересно, что на Западе против дарвиновской морфологии цветка выступил и ряд ботаников, в том числе и экологов. Еще во времена Дарвина—Тревиранус, Генсло, Михэн и др. всячески отстаивали широкое распространение автогамии. Эти авторы абсолютизировали явления самоопыления и, в частности, клейстогамию, считая, что этим они опровергают Дарвина. С антидарвинистической работой выступил и французский ботаник Бонье (G. Bonnier, 1879), пытавшийся доказать, что нектарники растения не связаны с привлечением насекомых-опылителей, а являются случайной формой образования у растений различных выделений и резервных веществ.

С критикой выступил также голландский ботаник Бюрк (Burck, 1908). Основные аргументы Бюрка сводятся к абсолютизации явления клейстогамии, что является совершенно несостоятельным (см. примечание 4 к «Действию»). Этот эколог выступил со смехотворным утверждением, что при дихогамии насекомые переносят пыльцу с одного цветка на другой в пределах одной растительной особи. Это нелепость, ибо очевидно, что насекомое никогда не приурочивает себя к посещению одной только особи, а потому на его теле очень быстро образуется смесь пыльцы, которая и служит целям оплодотворения. Бюрк выступает с утверждением, противоречащим всем фактам, будто хорошие результаты оплодотворение дает только при сходстве половых элементов и т. п.

Янсонс (Jansons, 1934) критикует Дарвина с позиций методических (см. примечание 8 к «Действию»), ссылается на разнообразие форм размножения (что было прекрасно известно Дарвину и др.) и ставит собственные опыты с 158 видами для выяснения того, эффективно ли самоопыление. Он считает, что только у 26 видов самоопыление не дает результатов. Однако просмотр его таблиц привел нас к выводу, что только в 25% опытов можно говорить о плодовитости при временном, весьма относительном самоопылении. Почему же это должно опровергнуть Дарвина? На Западе стало настолько привычным третировать идеи Дарвина по вопросам опыления и оплодотворения, как «пройденный этап», что подобная оценка вошла даже в весьма распространенные истории биологии Норденшельда, Зингера и других авторов.

Совершенно иначе были восприняты эти идеи Дарвина в России. Известно, что передовые идеи Дарвина нашли в России подготовленную почву, и не случайно Россия стала второй родиной дарвинизма. Поэтому и обоснование Дарвином представления о значении перекрестного оплодотворения было в России сразу оценено по достоинству. Во многих произведениях К. А. Тимирязева, М. А. Антоновича, С. Рачинского, И. П. Бородина и др. важные исследования Дарвина

по биологии цветка и крупное обобщение о значении перекрестного опыления встретили сразу понимание, правильную оценку и поддержку. Напомним, что Тимирязев придавал этому обобщению такое значение, что он называл его даже «дарвинизмом в узком смысле слова»! Интересно и то, что передовые русские ученые-агрономы и плодоводы сразу оценили большое теоретическое и практическое значение «закона Дарвина». Уже в 1877 г. выдающийся русский ученый-агроном В. Ковалевский выступает с блестящим изложением трудов Дарвина по биологии оплодотворения растений, умно и тонко анализирует их и делает ряд конкретных практических предложений о применении открытий Дарвина в практике сельского хозяйства (1877а, 1877б).

Ковалевский понимает существо вопроса следующим образом: «Два растения одной разновидности растут рядом, самый опытный взгляд не улавливает между ними разницы: а между тем уже a priori разница должна существовать: ни количество света, тепла, влаги, ни число окружающих растений, ни время прорастания семян и т. д. не могут быть вполне тождественными, следовательно — существующее хотя бы небольшое различие условий должно вызывать и изменения в организации, и притом всего более в самых чувствительных ко всяким изменениям органах — половых. Если так, то естественно ожидать, что скрещивание двух соседних растений, вообще говоря, должно дать лучшее потомство, нежели опыление цветнем рыльца того же цветка, ибо при последнем условии мужской и женский элементы должны обладать максимумом сходства. Далее перенос цветени не с соседнего, но с выросшего еще в большем отдалении растения, например, из другого поля или огорода, должен подействовать еще более благодетельно, так как в последнем случае разница между половыми элементами должна быть еще разительнее» (1877а, стр. 532—533). Ковалевский предлагает следующие выводы, важные для практики сельского хозяйства: 1) в случаях, когда представляется необходимым применение близкородственных скрещиваний, организмы должны воспитываться в разных условиях, необходимо «держать их насколько возможно при различных условиях, дабы тем повлиять изменяющим образом на их половые элементы» (1877а, стр. 534); при этом условии может быть в целях получения «чистого сорта» применена и временная изоляция; 2) следует производить «перемежающиеся посевы» разных сортов или растений из разных мест в целях повышения урожайности. Эти взгляды Ковалевского представляют большой интерес в свете мичуринских воззрений. С аналогичными работами выступили П. Е. Волкенштейн (1877), В. Гомилевский (1882), Г. Шперк (1869) и др.

Многие русские ботаники внесли ценный вклад в изучение биологии размножения высших растений (Бородин, Баталин, Вальц, Розанов и др.). А. Ф. Баталин, например, осуществляет ценные исследования над перекрестным опылением и механизмами цветка у *Mimulus guttatus*, *Syringa vulgaris* и др. На 2-м съезде русских естествоиспытателей в Москве в 1869 г. вопросы биологии цветка занимают видное место и в обсуждении их принимают участие выдающиеся русские ученые — И. Д. Чистяков, А. Н. Бекетов, А. С. Фаминцын, И. П. Бородин, А. Ф. Баталин и др. Выходят интересные обобщающие сочинения, посвященные половому процессу у растений, И. Бородина (1889), Ф. Каменского (1897) и др. Плодотворные антэкологические исследования осуществлялись русскими учеными и в нашем столетии (Талиевым и др.).

В Советский период превосходные дарвинистические исследования биологии цветка дали Б. М. Козо-Полянский и его сотрудники на *Sesamum indicum*, Lallemantia, *Parnassia palustris*, *Lobelia inflata* и др. (1942, 1946, 1947).

Особенно следует подчеркнуть, что в важнейшей области изучения интимных цитологических процессов оплодотворения растений ведущая роль и приоритет крупнейших, создавших эпоху в науке, открытий принадлежит русским ученым. И. Д. Чистяков в 1874 г. опубликовывает свою работу о развитии спор у хвощей и плаунов, в которой излагается открытие им непрямого деления клеточного ядра — кариокинеза. В 1880 г. другой выдающийся русский ученый И. Н. Горожанкин делает важнейшее открытие, показав, что ядра пыльцевой трубки не растворяются (как считали до этого), а переходят в зародышевый мешок (в составе спермоклетки, как это было доказано позже), где сливаются с женским ядром. Представления Дарвина об оплодотворении, основанные на трудах Амичи, Гофмейстера и др., могли быть в этом важном вопросе исправлены. «Сравнение многочисленных препаратов, — пишет Горожанкин, — приготовленных указанным способом, привело меня к убеждению, что вторичные ядра пыльцевой трубки, перейдя в область сосочка, не растворяются, как полагает Страсбургер, но переходят прямым путем через оболочку трубки в содержимое яйцевого мешка и, столкнувшись со вторичным ядром последнего, сливаются с ним. Словом, это настоящая копуляция ядер, заложившихся в пыльцевой трубке, с ядром яйцевого мешка» (стр. 49).

В 90-х годах В. И. Беляев открывает редукционное деление, а в 1898 г. С. Г. Навашин — двойное оплодотворение, о котором он пишет: «Наконец, у Fritillaria и Lilium выясняется изумительный факт, что совершенно нормально развивающийся эндосперм возникает вследствие процесса, который начинается слиянием одного из мужских ядер с сестринским ядром ядра яйцеклетки, т. е. с одним из двух женских ядер. Этот процесс может быть поэтому назван с тем же правом, как и оплодотворение яйца, половым актом» (стр. 84). Все эти выдающиеся открытия, сделанные русскими учеными, намного углубили понимание процессов оплодотворения растений.

Особенной же глубины достигло учение об оплодотворении растений в целом и, в частности, с особенной полнотой был развит «закон Дарвина» о преимуществах перекрестного оплодотворения в результате трудов И. В. Мичурина, Т. Д. Лысенко и представителей мичуринского направления в биологической науке.

МИЧУРИНСКИЙ ЭТАП В РАЗРАБОТКЕ ПРОБЛЕМЫ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Мичуринская биологическая наука – детище Советского строя, передового, социалистического способа производства. Только на основе невиданного в истории человечества подъема социалистического сельского хозяйства, единства научной и производственной работы, вовлечения в научное творчество широких масс передовых работников колхозов и совхозов, на основе диалектического материализма, при повседневной заботе и руководстве наукой со стороны нашей Партии и Правительства могли иметь место те замечательные достижения

мичуринской биологической науки, которыми гордится советский народ и прогрессивные ученые всего мира.

Мичуринская биологическая наука внесла так много принципиально нового и важного в разработку проблемы оплодотворения растений, в понимание биологии оплодотворения и связи между оплодотворением и наследственностью, в трактовку интимных процессов, совершающихся при оплодотворении, открыла такие замечательные и действенные методы управления половым процессом, что мы имеем полное право говорить о *мичуринском этапе* в разработке проблемы оплодотворения растений.

Развитие этой области биологии связано прежде всего с трудами выдающихся деятелей нашей отечественной агробиологической науки — И. В. Мичурина и Т. Д. Лысенко, а также многих советских ученых-мичуринцев. Важнейшая идея Дарвина — представление о биологической полезности оплодотворения чужой пыльцой, перекрестного опыления и вреде длительного самооплодотворения получила новое и глубокое обоснование.

Огромная заслуга Дарвина в этой области заключалась прежде всего в разъяснении биологического смысла различнейших морфологических и физиологических особенностей цветка, как приспособлений к перекрестному опылению, и в безупречном доказательстве того, какие огромные преимущества получают растения от оплодотворения «чужой» пыльцой. Мы знаем также, что Дарвину удалось вплотную подойти и к пониманию интимных физиологических процессов, происходящих во время оплодотворения растений, показать «бóльшую силу» чужой пыльцы, обнаружить избирательность оплодотворения и некоторые формы взаимодействия между пыльцой и тканями материнского растения. Однако эта сторона вопроса была затронута Дарвином значительно менее подробно, чем первая, да в его время для ее разработки и материала было недостаточно.

Мичуринская биология смогла углубить и по-новому осветить всю проблему, благодаря разработке трех основных идей и основанных на них методов управления половым процессом. Идеи эти — избирательность оплодотворения, множественность оплодотворения на основе обмена веществ и действие пыльцы как ментора.

Процессы оплодотворения происходят не на основе случайного сочетания гамет, а на основе взаимной избирательности половых клеток, наилучше соответствующих друг другу в биологическом отношении. «Любой процесс в организме обладает относительной избирательностью к условиям», — пишет Т. Д. Лысенко (1948). Избирательность к условиям существования выработалась в процессе эволюции организмов и является характернейшим свойством живого. Представление об избирательности биологических процессов отображает правильную, диалектическую мысль о единстве противоположностей в организме, так как, с одной стороны, избирательное отношение к условиям существования поддерживает консерватизм наследственности, а с другой стороны — эта же избирательность в определенных условиях приводит к возникновению наследственной разнородности организма, к возникновению нового. Избирательно происходят и важнейшие биологические процессы оплодотворения. Печать относительной целесообразности, выработавшейся в процессе естественного отбора, лежит и на процессах оплодотворения. Это было ясно И. В. Мичурину, который в начале нашего века

писал: «В естественном перекрестном оплодотворении растений между собой, при условии возможности для каждого материнского растения, если можно так выразиться, свободного выбора более подходящей к строению ее половых органов пыльцы из приносимой ветром или насекомыми иногда от довольно различного количества разнообразных разновидностей растений, в потомстве получаются относительно более жизнеспособные особи растений, чего не всегда можно ожидать в сеянцах гибридов, полученных от искусственного, и, конечно, насильственного скрещивания» (Сочинения, т. I, стр. 269).

В избирательности оплодотворения находит свое выражение фундаментальное свойство органического мира — поддержание наследственной разнородности, что играет выдающуюся роль в эволюции организмов. Это свойство повышает жизненность организмов («обновляет их жизненную силу», говоря словами Мичурина), усиливает эволюционную пластичность и приспособляемость живых существ. Избирательное отношение организма к элементам оплодотворения нужно рассматривать как одну из сторон наследственности. Происхождение вида или сорта и характерная для него сила наследственности обусловливают и особенности избирательности оплодотворения. Это было прекрасно показано еще И. В. Мичуриным в отношении яблони Антоновки, степной вишни и др. плодовых, а с тех пор и на многих других объектах. Отсюда вытекает, что развитие наследственности организма в неразрывной связи с условиями существования, зависимость наследственности от ряда внешних и внутренних факторов не может не отразиться и на изменении избирательного отношения организма к элементам оплодотворения.

Избирательность оплодотворения нельзя рассматривать как какое-то застывшее, неизменное свойство организма; как всякое свойство организма, избирательность оплодотворения развивается, зависит от возраста организма, его физиологического состояния, а также от ряда факторов внешней среды (И. В. Мичурин, 1948; Т. Д. Лысенко, 1948; Д. А. Долгушин, 1938 и др.). Эксперименты, доказывающие избирательность оплодотворения у разных растительных видов и выясняющие различные стороны этого явления, насчитываются в настоящее время сотнями.*

Подобная трактовка биологического смысла процесса оплодотворения обнаружила неразрывную связь и взаимную обусловленность наследственности—избирательности оплодотворения и адаптивности организма и разъяснила глубочайший смысл «закона Дарвина» о преимуществах перекрестного опыления растений и «неродственных» скрещиваний животных. Стало очевидным, что столь полезное для организмов «прилитие чужой крови» идет на основе избирательности оплодотворения, а само это свойство является одним из замечательнейших физиологических орудий, — тончайших приспособлений, выработанных естественным отбором.

Но представление об избирательности оплодотворения неразрывно связано с общей мичуринской концепцией, которую можно назвать «идеей множественности оплодотворения на основе обмена веществ».

Т. Д. Лысенко принадлежит разработка важного представления о

* Краткий обзор относящегося сюда материала читатель может найти у Х. К. Еникеева (1941) и Г. А. Бабаджаняна (1947).

физиологической сущности процесса оплодотворения, как своеобразного процесса взаимной ассимиляции мужских и женских гамет. Процесс оплодотворения не ограничивается только слиянием двух гамет. «Необходимо знать, что рядом с настоящим половым процессом, продуктом которого является зародыш, заключающий в себе зачатки будущих форм растений, видимо, протекает и другой процесс, другое соединение частичек (gemmulae) мужского и женского организма, отражающееся непосредственно на материнском организме... Второй процесс влияния клеточных ядер растений-производителей может проявляться и независимо от удачного или неудачного течения первого настоящего полового акта, продуктом которого является зародыш нового растения», говорит И. В. Мичурин (I, стр. 397—398) и в другом месте добавляет, что необходимо всегда помнить о втором процессе — «влияния оплодотворяющего начала (пыльцы) непосредственно на другие, кроме яйцеклетки, части материнского растения...» (I, 451).

Доказательствами правильности концепции множественности оплодотворения на основе обмена веществ являются факты, которые можно сгруппировать следующим образом:

1. Явления ксенийности, особенно хорошо изученные у кукурузы, дали доказательства того, что в процессе двойного оплодотворения яйцеклетка может быть оплодотворена спермоклеткой одного компонента пыльцесмеси, а полярные ядра спермоклеткой другого компонента (и даже нескольких компонентов). А отсюда и сложные влияния через обмен веществ на развивающийся зародыш (А. Б. Саламов, 1947; Я. С. Модилевский, 1939). Чрезвычайно наглядно демонстрирует «влияние оплодотворяющего начала» на материнские ткани также явление метаксений, особенно хорошо изученное у плодовых.

2. Явления «многоотцовости» — одновременного появления в потомстве признаков двух и более отцовских форм. Это явление было обнаружено у кукурузы (Н. И. Фейгинсон, 1948), пшеницы (А. А. Авакян и М. Ястреб, 1948), томатов (Н. В. Турбин и Е. Л. Богданова, 1948, 1949).

3. Явления вегетативной гибридизации, изученные на ряде культур, особенно на плодовых и, очень детально, на помидорах (И. Е. Глущенко, 1948). Изучение вегетативной гибридизации сыграло выдающуюся роль в борьбе за мичуринскую концепцию наследственности и оплодотворения.

4. Опыты, показавшие, какое большое значение для формирования типических наследственных особенностей потомства имеет количество пыльцы. «Средне-типические» признаки потомства обеспечиваются в том случае, если при скрещивании употреблялась некоторая «средняя» норма пыльцы. Это было особенно хорошо показано на хлопчатнике (Д. В. Тер-Аванесян, 1949). Влияние количества пыльцы в пыльцесмесях на избирательность оплодотворения было показано также на табаках и махорках (И. М. Поляков и П. В. Михайлова, 1950).

5. Ряд цитологических исследований подводит базу под представления о множественности оплодотворения, показывая, что в зародышевый мешок может изливаться содержимое нескольких пыльцевых трубок и что даже имеет место своего рода слияние содержимого пыльцевых трубок с клетками соматических тканей женских репродуктивных органов (Я. Е. Элленгорн и В. В. Светозарова, 1949). Напомним также, что принципиальное значение имеет доказательство того факта, что

мужские оплодотворяющие элементы представлены не «голыми ядрами», а настоящими спермоклетками, половыми клетками (Кострюкова, 1949).

6. Изучение процессов обмена веществ в репродуктивных органах растений делает первые шаги, но уже сейчас открыты факты, обнаруживающие физиологическую сторону тех сложных процессов взаимодействий, которые совершаются между тканями пестиков и пыльцой. Выясняется, например, роль каротинов (С. И. Лебедев, 1949, П. М. Жуковский, 1948), витаминов (И. М. Поляков, 1949) и др.

7. Большое значение приобретает и исследование биологической роли эндосперма. И. И. Презент показал, что «двойное оплодотворение является тончайшим аппаратом, создающим пищу особого рода, которая служит дополнительным рычагом увеличения биологической пластичности и, одновременно, морфологической типичности особей вида и сорта» (1948, стр. 46).

Третий важный раздел мичуринской теории оплодотворения, неразрывно связанный с предыдущими, это учение о пыльце, как менторе. И. В. Мичурин, обосно́вавший это понятие, писал: «Молодой гибридный сорт, часто даже в возрасте первого плодоношения его дерева, оказывается еще настолько податливым влиянию внешних факторов, что изменяет время созревания своих плодов даже от оплодотворения пыльцой другого сорта. Так, гибридный сеянец груши Малгоржатки дал первые цветы весной 1927 г. и вот некоторые из них были оплодотворены пыльцой груши Бере Зимняя Мичурина, причем плоды от этого скрещивания созрели на две недели позже плодов, завязавшихся от оплодотворения своей пыльцой. *Здесь пыльца другого сорта послужила как ментор*» (I, стр. 541). Другая форма действия пыльцы как ментора была обнаружена в интересных опытах Аваняна (1938) с озимой пшеницей сорта Гостианум 0237. При опылении этой пшеницы пыльцой ярового сорта 1160 гибридные растения погибали после всходов, но если к пыльце яровых сортов прибавлялась пыльца своего сорта (или другого озимого сорта), то получалось определенное количество гибридных растений, которые нормально развивались и выколашивались.

Оценивая принципиальное значение этих опытов, Т. Д. Лысенко писал: «Это говорит о том, что может происходить обмен веществ между различными сортами пыльцы при нанесении смеси на рыльце растений или, может быть, между пыльцой различных сортов и яйцеклеткой материнского растения. Думаю, что и этот факт говорит о том, что половой процесс, оплодотворение, есть своеобразный процесс ассимиляции, процесс обмена веществ так же, как и в случаях вегетативной гибридизации» (1940, стр. 35).

Учение о действии пыльцы как ментора разъяснило ряд важных сторон процесса оплодотворения и прежде всего дало возможность по-новому понять роль и значение естественных и искусственных пыльцесмесей, действие пыльцы как ментора на формирование гибридных растений и т. д. (см. Г. А. Бабаджанян, 1949).

Все здесь изложенное показывает, что старые мастера биологии и сам Дарвин были в основном правы, когда не столь строго разграничивали понятия опыления и оплодотворения. И быть может не случайно Дарвин и в «Орхидеях», и в «Действии», и в других своих трудах не ищет специального термина для опыления, а везде употребляет один термин — fertilization (оплодотворение). Мы, конечно, можем

разграничивать опыление и оплодотворение, но при этом необходимо помнить, что разграничение это условно в том смысле, что физиологические процессы, характеризующие оплодотворение, начинаются с момента прорастания пыльцы на рыльцах и заканчиваются слиянием мужских элементов с компонентами зародышевого мешка. Оплодотворение нужно рассматривать как единый процесс, и мы предлагаем различать в нем две фазы: 1. фазу прогамную («предбрачную») и 2. фазу гамогенеза («зарождения путем брака», в отличие, например, от партеногенеза — девственного зарождения).

Уже этот схематический обзор позволяет сделать вывод о том, что правильные дарвиновские мысли об избирательности оплодотворения и сложных взаимодействиях, лежащих в основе процессов оплодотворения, идеи, заглушенные господствовавшим реакционным вейсманистским направлением, были не просто воскрешены, а подняты на новую высоту работами ученых-мичуринцев. Мичуринское направление разработало ряд новых представлений о процессе оплодотворения, которые разъясняют нам факты, полученные в свое время Дарвином, и открывают важные перспективы практического порядка. Мичуринская концепция оплодотворения открыла новые пути управления половым процессом. Правильнее даже будет сказать иначе. Практическая работа по переделке живой природы, начатая И. В. Мичуриным и получившая невиданный размах в условиях социалистического сельского хозяйства, обогатила науку множеством новых фактов и открытий, что неминуемо должно было привести и к разработке новой теоретической концепции оплодотворения. Мы можем здесь только перечислить основные методы управления половым процессом, подробнее же остановимся на внутрисортовых и межсортовых переопылениях, поскольку этот материал замечательным образом подкрепляет и развивает основные идеи дарвиновского труда о действии перекрестного опыления.

К мичуринским методам управления половым процессом в целях улучшения существующих и создания новых форм растений принадлежат методы подбора пар, посредника, предварительного вегетативного сближения, пыльцесмесей (и в широком смысле все, что связано с применением менторов). В последнее время в связи с этим разрабатываются и такие важные вопросы, как применение пыльцы в качестве ментора, направленное формирование избирательной способности оплодотворения пыльцой, произведшей первое опыление, значение многократных опылений, методы преодоления депрессии потомства инцухтируемых организмов путем воспитания в разных условиях и т. п. Огромное теоретическое и практическое значение, в аспекте вопросов, поднятых трудами Дарвина, имеют подбор сортов опылителей в плодоводстве, разработка приема внутри- и межсортовых скрещиваний, а также методы искусственного дополнительного опыления.

Дарвин, разрабатывая проблему действия перекрестного опыления и самоопыления, почти не затронул материал, относящийся к плодовым культурам. Многочисленные исследования плодовых установили, что многие сорта яблонь, груш, черешен и др. вполне или частично самостерильны и не плодоносят или плохо плодоносят в односортных насаждениях; то же является правильным и для многих сортов абрикосов, слив, вишен. Наоборот, перекрестное опыление, в полном соответствии с идеями Дарвина, дает обычно хорошие результаты. Этот вопрос был глубоко разработан И. В. Мичуриным, показавшим, каким

образом — на основе знания истории сорта, его наследственной силы и избирательности оплодотворения — следует подбирать сорта опылителей. Приведем только один пример из работ Мичурина. Он говорит о саде, состоявшем из 13 000 деревьев одной Антоновки и дававшем, несмотря на хороший уход, ничтожный урожай. «Вся причина такого скудного плодоношения, очевидно, зависит от того, что как в самом саду, так и в его близком соседстве (со всех сторон пахотные поля) нет таких сортов яблонь, пыльца которых была бы годна для оплодотворения цветов Антоновки»,— пишет Мичурин (II, 319). Мичурин показывает, что Антоновка охотно избирает пыльцу диких лесных яблонь и таких культурных пород, как Грушовка, Мелкий Анис, Садовая-китайская яблоня и др., и делает выводы о желательном подборе сортов-опылителей.

Этот вопрос был специально разработан также известным русским ученым-плодоводом В. В. Пашкевичем (1911, 1930, 1931) в духе Дарвина и Мичурина. Исследовав большое количество сортов плодовых, Пашкевич показал необычайное распространение самобесплодности и выгоды перекрестного опыления. Пашкевич отмечает зависимость самобесплодия или, наоборот, самоплодовитости от внешних условий и пишет: «Но и сорта самоплодные, при опылении посторонней пыльцой, дают лучшие результаты, чем при самоопылении» (1911, стр. 47). Он указывает при этом на избирательность оплодотворения: «Дальнейшие опыты и наблюдения над самоопылением и перекрестным опылением... привели еще к открытию новых важных фактов, которые можно наименовать — симпатиями в процессе перекрестного опыления» (там же, стр. 47). В доказательство он приводит интересный пример с односортным насаждением груши «Вильямс», состоявшим из 22 000 деревьев и не дававшим урожая, пока к нему не подсадили деревьев сорта «Любимая Кляппа». В отношении Антоновки Пашкевич показывает (1930), что в зависимости от сорта опылителя процент завязывания и процент снятых плодов бывает различным, что видно из следующей таблицы:

Сорт-опылитель	% завязи у Антоновки	% снятых плодов
Ягодная Сибирская	100	54,55
Белый налив	85,71	71,43
Сахарный литовский	88,89	66,67
Путимка	16,67	0,6
Пепинка литовская	17,65	5,88
Осенняя полосатка	20,0	0,0
Папировка	20,0	6,7
Ренет Гарберта	60,87	0,0

Важный вывод делает Пашкевич в отношении слив: «Однако все же следует признать, как общее правило, что урожаи на воле от естественного перекрестного опыления выше урожаев от самоопыления. Тут еще раз ясно выступает важность смешанных насаждений для свободного перекрестного опыления в целях достижения более высокой урожайности» (1931, стр. 128). В ряде трудов ученых-мичуринцев делаются

практически важные выводы о подборе сортов-опылителей (см., например, Х. К. Еникеев, 1947). Весь этот материал по плодовым прекрасно подкрепляет выводы Дарвина о пользе перекрестного опыления и учение Мичурина об избирательности оплодотворения и его биологическом значении.

Не менее ярко подкрепляются эти идеи и в трудах мичуринцев по внутрисортовым скрещиваниям растений-самоопылителей. Мероприятие это было теоретически обосновано и разработано Т. Д. Лысенко. «Мы исходим из того положения, — пишет Т. Д. Лысенко, — что длительное самоопыление биологически вредно, так как в этом случае растения получаются менее приспособленные, менее жизненные, менее стойкие против неблагоприятных климатических, почвенных и других условий, и, вслед за Дарвином, утверждаем полезность перекрестного опыления» (1938а, стр. 115). В другом месте Т. Д. Лысенко пишет: «При разработке вопроса внутрисортовых скрещиваний зерновых хлебов-самоопылителей неоднократно указывалось, что свободное перекрестное опыление даже у самоопылителей всегда приводит потомство к большей биологической жизнеспособности, к большей стойкости, большей приспособленности к условиям развития. Еще в большей мере это относится к растениям-перекрестноопылителям. Ведь хорошо известно, что у этих растений получается сильная депрессия при принудительном самоопылении или даже при слишком малом количестве растений во время цветения, благодаря чему получается малый выбор пыльцы при оплодотворении» (Т. Д. Лысенко, 1938б, стр. 32).

Эффективность внутрисортовых скрещиваний самоопылителей понятна только на основе избирательности оплодотворения. Использовать ее для непрерывного улучшения качества семян представлялось делом большой важности. В этом направлении были получены ценные результаты, которые иллюстрируем несколькими примерами. По данным Д. А. Долгушина, результаты испытания семян сортов пшеницы от внутрисортовых скрещиваний за 4 года таковы:

Сорт	Разница в урожае по сравнению с контролем (в ц/га)			
	1937 г.	1938 г.	1939 г.	1940 г.
Украинка	—0,3	+1,5	+0,6	+1,4
Гостианум 0237	+3,7	+2,1	+2,3	+0,8
Крымка	+8,0	+2,1	+2,1	+6,6

Для озимой пшеницы Эритроспермум 917 данные по супер-элите А. И. Файцаренко (1948) таковы:

	Урожай (ц/га)	Зимостойкость (в баллах)	Поражаемость головней (%)	Поражаемость ржавчиной (%)
Внутрисортовое скрещивание	31,70	4,9	1,01	3,4
Обычный отбор	25,74	3,3	1,26	8,9

Имеется еще ряд аналогичных данных. Исследования действия внутрисортовых скрещиваний у самоопылителей показали, что семена от внутрисортовых скрещиваний обладают более высокой энергией прорастания и силой роста; растения из этих семян накопляют большее количество сахаров и сухого вещества, обладают повышенной зимостойкостью и большей устойчивостью к твердой головне (М. Трегубенко и Я. Мельниченко, 1938). Все пшеницы после внутрисортового скрещивания имеют зерно с более высокой стекловидностью и более высоким количеством белка и клейковины (П. Муравьев, 1938), отличаются повышенной морозостойкостью (Ф. Ковпак, 1939) и т. д.

По данным И. С. Варунцяна, К. И. Цинда, Л. Г. Арутюнова и др. резко улучшается качество урожая и при внутрисортовых скрещиваниях хлопчатника. Так, по данным К. Цинда (1941), общий урожай (с кураком) из семян от внутрисортового скрещивания хлопчатника по сравнению с контролем таков:

Сорт	Внутрисортовое скрещивание (в ц/га)	Контроль (в ц/га)
2 ИЗ	49,73	44,29
1276 И	43,64	42,19
Маарад	39,00	35,23
Пима	42,63	39,55

Л. Арутюнов (1940), исследовавший прорастание пыльцы хлопчатника при внутрисортовых скрещиваниях, получил следующие интересные данные для сорта 36—м—2:

% проросших пыльцевых зерен в столбике:

Самоопыление с изоляцией	Самоопыление без изоляции	Опыление смесью пыльцы 3-х элит	Опыление пыльцой с высокого агрофона
100,0 (условно)	117,6	137,2	161,5

Наибольший эффект (176,5 %) дало опыление богатой смесью пыльцы, взятой с участков высокой агротехники, и при опылении цветов, кастрированных в тот же день (см. также И. Варунцян, 1941). Аналогичные данные об эффективности внутрисортовых скрещиваний имеются и по ряду других культур: гороху (В. Шакуров, 1940; А. Могилева, 1941), баклажану (О. Аверьянова, 1941), капусте (Н. Савченко, 1947) и т. д.

На очередь стала и проблема использования свободных межсортовых переопылений. «Взаимоизбирательность половых элементов при оплодотворении растений, приспособительный биологический смысл этого явления и факты нерасщепления гибридов, полученных при свободном

переопылении, послужили причиной постановки широких опытов по межсортовым скрещиваниям в целях создания новых, более эффективных методов селекционно-семеноводческой работы»,— пишет Д. А. Долгушин (1941, стр. 21). Межсортовое свободное переопыление ржи показало, что всходы из семян переопыленных получаются более быстрые и дружные, рост и кущение сильнее, чем у растений из оригинальных семян. Выше также морозостойкость. В результате имеет место общее повышение урожайности. Интересно, что сортовая типичность при этом обычно сохраняется в силу преобладания материнской наследственности (И. Е. Глущенко, 1939). «Совершенно определенно устанавливается повышающее влияние межсортового переопыления ржи на ее урожай»,— к этому выводу приходит на основании своих опытов и акад. Н. В. Рудницкий (Н. В. Рудницкий и К. Глухих, 1941, стр. 41). Значительное повышение устойчивости и улучшение качества растений озимых пшениц ОДЗ, ОД12, Украинка и Гостианум 0237 после межсортового свободного скрещивания с 75-ю сортами-опылителями отмечает Ф. Г. Кириченко (1948).

Широкой известностью пользуется выращивание кукурузы из гибридных семян в целях повышения урожайности. В основе этого метода лежит не инцухт, как утверждали генетики-морганисты, а внутривидовая гибридизация, в которой в ряде случаев используются и отдельные инцухт-линии. У нас сейчас применяется и подбор лучших для данного района сортов кукурузы с последующим свободным межсортовым переопылением (Б. П. Соколов, 1948; см. также примечание 62 к «Действию...» в этом томе). Что касается инцухта, то данные Дарвина о вреде его нашли многочисленные подтверждения в многолетних исследованиях советских ученых с сахарной свеклой (Л. А. Головцов, 1940), подсолнечником (В. К. Морозов, 1940) и др. Вот, например, табличка из работы В. К. Морозова, показывающая резкое падение плодовитости сорта № 206, инцухтированного в течение ряда лет:

	1928	1929	1930	1931	1932	1933
Число семянок на одно растение:						
При инцухте	92	88	6	91	30	5
При свободном цветении	834	324	671	583	532	267

Остановимся, наконец, на данных по искусственному дополнительному опылению. Если бы эти данные говорили только о пользе от уменьшения череззерницы, пустозерницы и т. п., то мы могли бы их здесь не приводить. Однако основной смысл применения искусственного дополнительного опыления заключается в предоставлении материнским растениям большого выбора пыльцы, в усилении избирательности, в совершенствовании, если можно так выразиться, перекрестного опыления, следствием чего является повышение урожая и улучшение породных качеств семян. А в этом смысле все эти данные приобретают выдающийся интерес, как еще одно плодотворное применение идей

Дарвина, Мичурина и Лысенко. Приведем несколько цифр из работы А. С. Мусийко (1949). Прибавка урожая на один га от применения добавочного опыления дала для кукурузы:

Прибавка урожая на 1 га	Количество колхозов	Площадь (в га)
До 1 центнера	38	985
От 1,1 до 3,0	926	28108
От 3,1 до 5,0	876	34254
От 5,1 до 7,0	544	18340
От 7,1 до 10,0 ..	145	2275
От 10,0 и выше	47	635

Для ржи прибавка урожая оказалась от 1,5 до 3,5 ц/га, для гречихи от 1,5 до 5,4 ц/га, для люцерны от 0,1 до 1,3 ц/га, для проса от 1,5 до 5,0 ц/га и т. д. Улучшение качества семян в результате этого мероприятия можно иллюстрировать данными по подсолнечнику сорта Ждановский 8281 за 1947 г.:

	% ядра	% лузги	% жира в ядре
Семена			
от добавочного опыления	62,57	37,43	52,7
от естественного опыления	60,68	39,32	51,1

Для сорта кукурузы Броунконти % початков, пораженных пузырчатой головней, в опыте был 40,0%, а при дополнительном опылении — 22,3%.

Таким образом, «закон Дарвина» не просто подтвержден и применен в нашем сельском хозяйстве. Благодаря трудам Мичурина и Лысенко этот закон настолько углублен, под него подведена столь солидная новая экспериментальная и теоретическая база, что мы с полным основанием должны говорить о «законе Дарвина — Мичурина» или, если мы захотим отдать дань проницательности выдающегося русского агронома и натуралиста А. Т. Болотова, который первый приблизился к пониманию этой закономерности, то, быть может, правильно говорить о «законе Болотова — Дарвина — Мичурина».

* * *

«Загадка пола», т. е. смысл и сущность полового размножения, являлась долгие годы одной из интереснейших проблем биологии. Множество гипотез предлагалось для ее разрешения. Здесь была и гипотеза омоложения Бючли и Мопа, и гипотеза бисексуальности Шаудина, и гипотеза «гамонов» Гартмана, и много других гипотетических построений. Все эти гипотезы в лучшем случае улавливали какую-то одну

сторону явления, но как целостные теоретические построения оказывались методологически порочными и не могли дать общего ответа на основной вопрос. А этот общий ответ мог быть дан только после разъяснения биологического смысла, т. е. приспособительного значения, акта оплодотворения, закрепленного в эволюции организмов естественным отбором.

В конце прошлого столетия известный русский ботаник И. П. Бородин писал: «В чем заключается польза оплодотворения? Нужно откровенно сознаться, что на этот капитальный вопрос при настоящем состоянии наших сведений нет и тени удовлетворительного объяснения. Общий вывод из всего сказанного может быть только один: девятнадцатое столетие разъяснило нам, и то еще не вполне, формальную морфологическую сторону процесса оплодотворения, не выяснив внутренней физиологической его стороны, — мы знаем более или менее, как в разных случаях совершается этот процесс, но *не понимаем, зачем он вообще происходит...*» (1880, стр. 117—118. Подчеркнуто мною.— *И. П.*).

И. П. Бородин был прав, но только отчасти, ибо правильное разъяснение биологического смысла оплодотворения (и следовательно — происхождения пола) уже намечалось в трудах Дарвина. Глубокое понимание биологической сущности процессов оплодотворения позволило И. В. Мичурину связать возникновение полового процесса с повышением жизненности организма, и, наконец, Т. Д. Лысенко, обобщая с позиций диалектического материализма огромный экспериментальный материал, накопленный биологической наукой, сумел пойти еще дальше в разъяснении смысла процесса оплодотворения.

«Живое тело, — пишет Т. Д. Лысенко, — только потому и обладает жизненным импульсом, что ему свойственны внутренние противоречия. При таком подходе к явлению жизненности организма становится ясной биологическая роль процесса оплодотворения. Оплодотворение создает жизненность, жизненный импульс. Путем объединения различающихся в определенной мере половых клеток (женской и мужской) в одну клетку, путем объединения двух ядер половых клеток в одно ядро создается противоречивость живого тела, на основе чего возникает саморазвитие, самодвижение, жизненный процесс — ассимиляция и диссимиляция, обмен веществ» (1949, стр. 7—8).

Эта концепция открывает новые увлекательные перспективы в разработке проблемы пола и оплодотворения и ряда смежных биологических проблем.

И. М. Поляков

РАЗЛИЧНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ, ПРИ ПОМОЩИ КОТОРЫХ ОРХИДЕИ ОПЫЛЯЮТСЯ НАСЕКОМЫМИ



ЧАРЛЗА ДАРВИНА

МАГИСТРА НАУК,

ЧЛЕНА КОРОЛЕВСКОГО ОБЩЕСТВА

ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ

Первое издание этого сочинения было выпущено в свет в начале 1862 года и несколько времени тому назад все разошлось. В течение двух или трех лет после его появления я получил, благодаря любезности различных корреспондентов из разных частей света большое число писем, особенно от Фрица Мюллера из южной Бразилии, сообщивших мне много новых и любопытных фактов и обративших мое внимание на некоторые ошибки. С того времени, кроме того, издано было несколько трудов об опылении орхидей, и я сам исследовал много новых и замечательных форм. Таким образом, скопилось большое количество материала; и настоящий труд был бы гораздо объемистее, если бы весь этот материал был внесен в него. Ввиду этого я выбрал лишь наиболее интересные факты и сделал краткое извлечение из разных печатных статей. Таким образом, сочинение было переработано, а приложения и поправки оказались настолько многочисленны, что я не счел возможным ограничиться списком их, как я обыкновенно это делал. Однако я приложил в хронологическом порядке заглавия всех статей и книг об опылении Orchideae. напечатанных после появления первого издания настоящей книги.[1] В заключение я считаю нужным заметить, что если бы кому-нибудь из читателей вздумалось просто составить себе понятие о том, насколько изумительно-сложны и совершенны приспособления для опыления у этих растений, то ему лучше всего прочесть седьмую главу о Catasetidae. Описание их строения и действия различных частей, мне думается, будет понятно, если читатель предварительно бегло ознакомится с объяснением терминов, находящимся в конце введения.

[*1877*]

СПИСОК (В ХРОНОЛОГИЧЕСКОМ ПОРЯДКЕ) СТАТЕЙ И КНИГ ОБ ОПЫЛЕНИИ ORCHIDEAE, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПОСЛЕ ВЫХОДА В СВЕТ В 1862 г. ПЕРВОГО ИЗДАНИЯ НАСТОЯЩЕГО СОЧИНЕНИЯ

Bronn H. G., «Charles Darwin, ueber die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen». С приложением переводчика относительно Stanhopea devoniensis. Stuttgart, 1862.

Gray Asa, O Platanthera (Habenaria) и Gymnadenia в «Enumeration of Plants of the Rocky Mountains». — American Journal of Science and Arts, Second Series, vol. XXXIV, № 101, Sept. 1862, p. 33.

Gray Asa, On Platanthera hookeri, в рецензии о первом издании этой книги. — American Journal of Science and Arts, vol. XXXIV, July 1862, p. 143.

Anderson J., «Fertilisation of Orchids». Journal of Horticulture and Cottage Gardener, April 21, 1863, p. 287.

Gosse P. H., «Microscopic Observation on some Seeds of Orchids». — Journal of Horticulture and Cottage Gardener, April 21, 1863, p. 287.

Gray Asa, On Platanthera (Habenaria) flava and Gymnadenia tridentata.— American Journal of Science and Arts, vol. XXXVI, Sept. 1863, p. 292.

Journal of Horticulture and Cottage Gardener. — March 17, 1863, p. 206. «On Orchid Cultivation, Cross-breeding and Hybridising».

Scudder J. H., On Pogonia ophioglossoides. — Proceedings of the Boston Society of Natural History, vol. IX. April 1863.

Treviranus, «Ueber Dichogamie nach C. C. Sprengel und Ch. Darwin. § 3. Orchideen». — Botanische Zeitung, [№ 1, p. 1], № 2, 1863, p. 9.

Treviranus, «Nachträgliche Bemerkungen ueber die Befruchtung einiger Orchideen». — Botanische Zeitung, № 32, 1863, p. 241.

Trimen R., «On the Fertilisation of Disa grandiflora Linn». — Journal of Linnean Society, Botany, vol. VII, 1863, p. 144.

West of Scotland Horticultural Magazine. — «Fertilisation of Orchids», Sept. 1863, p. 65.

Crueger, «A few Notes on the Fecundation of Orchids, and their Morphology». — Journal of Linnean Society, Botany, vol. VIII, № 31, 1864, p. 127.

Scott J., «On the individual Sterility and Cross impregnation of certain Species of Oncidium». — Journal of Linnean Society, vol. VIII, № 31, 1864, p. 162.

Moggridge J. Traherne, «Observations on some Orchids of the South of France». — Journal of Linnean Society, Botany, vol. VIII, № 32, 1865, p. 256.

Trimen R., «On the Structure of Bonatea speciosa Linn., with reference to its Fertilisation». — Journal of Linnean Society, vol. IX, 1865, p. 156.

Rohrbach P., «Ueber Epipogium gmelini». — Gekrönte Preisschrift, Goettingen, 1866.

Delpino, «Sugli Apparecchi della Fecondazione nelle Piante antocarpee» Florence, 1867.

Hildebrand F., «Die Geschlechter-Verteilung bei den Pflanzen», Leipzig' 1867, p. 51, et seq.

Hildebrand F., «Frederigo Delpino's Beobachtungen ueber die Bestäubungsvorrichtungen bei den Phanerogamen». — Botanische Zeitung, № 34, 1867, p. 265.

Moggridge J. Traherne об Ophrys. — «Flora of Mentone». 1867 (?), Plates 43, 44, 45.

Weale J. P. Mansel, «Notes on the Structure and Fertilisation of the Genus Bonatea, with a special description of a Species found at Bedford, South Africa». — Journal of Linnean Society, Botany, vol. X, 1867, p. 470.

Hildebrand, «Notizen ueber die Geschlechtsverhältnisse brasilianischer Pflanzen. Aus einem Briefe von Fritz Müller». — Botanische Zeitung, № 8, 1868, p. 113.

Müller Fritz, «Ueber Befruchtungserscheinungen bei Orchideen». — Botanische Zeitung, № 39, 1868, p. 629.

Müller Hermann, «Beobachtungen an westfälischen Orchideen». — Verhandlungen des nat. Vereins für Pr. Rheinl. u. Westf., 1868 и 1869.

Darwin Charles, «Notes on the Fertilisation of Orchids». — Annals and Magazine of Natural History, Sept. 1869.

Delpino, «Ulteriori Osservazioni sulla Dicogamia nel Regno vegetale». Parte prima. Milan, 1868—69, pp. 175—78.

Moggridge J. Traherne, «Ueber Ophrys insectifera L, (part.)». — Verhandlungen der Kaiserl. Leop. Carol. Akad. (Nova Acta), tom. XXXV, 1869.

Müller Fritz, «Ueber einige Befruchtungserscheinungen». — Botanische Zeitung, № 14, 1869, p. 224.

Müller Fritz, «Umwandlung von Staubgefässen in Stempel bei Begonia, Uebergang von Zwitterblüthigkeit in Getrenntblüthigkeit bei Chamissoa. Triandrische Varietät eines monandrischen Epidendrum». — Botanische Zeitung, № 10, 1870, p. 149.

Weale J. P. Mansel, «Note on a Species of Disperis found on the Kageberg, South Africa». — Journal of Linnean Society, Botany, vol. XIII, 1871, p. 42.

Weale J. P. Mansel, «Some Observations on the Fertilisation of Disa macrantha». — Journal of Linnean Society, vol. XIII, 1871, p. 45.

Weale J. P. Mansel, «Notes on some Species of Habenaria found in South Africa». — Journal of Linnean Society, vol. XIII, 1871, p. 47.

Cheeseman T. F., «On the Fertilisation of the New Zealand Species of Pterostylis». — Transactions of the New Zealand Institute, vol. V, 1873, p. 352.

Müller Hermann, «Die Befruchtung der Blumen durch Insecten», etc Leipzig, 1873, pp. 74—86.

Cheeseman T. F., «On the Fertilisation of Acianthus cyrtostilis». — Transactions of the New Zealand Institute, vol. VII, 1874 (issued 1875), p. 349.

Müller Hermann, «Alpine Orchids adapted to Cross-fertilisation by Butterflies». — Nature, Dec. 31, 1874.

Delpino, «Ulteriori Osservazioni sulla Dicogamia nel Regno vegetale». Parte seconda, fasc. II. Milan, 1875, pp. 149, 150.

Lubbock Sir J., «British Wild Flowers». London, 1875, pp. 162—175.

Fitzgerald R. D., «Australian Orchids». Part. I. 1875. Part. II. 1876. Sydney, New South Wales.

THE VARIOUS CONTRIVANCES

BY WHICH

BRITISH AND FOREIGN ORCHIDS

ARE

FERTILISED BY INSECTS,

AND ON THE GOOD EFFECTS OF INTERCROSSING.

BY CHARLES DARWIN, M.A., F.R.S., &c.

WITH ILLUSTRATIONS.

LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
1862.

Титульный лист 1-го английского издания «Орхидей»: «Различные приспособления, при помощи которых британские и чужеземные орхидеи опыляются насекомыми, и об успешных результатах перекрестного опыления», Чарлза Дарвина, магистра наук, члена Корол. общ., Лондон, 1862.

СОДЕРЖАНИЕ

ГЛАВА V

Malaxeae и Epidendreae

ГЛАВА VI

Vandeae

ГЛАВА VII

Vandeae (продолжение).— Catasetidae

ГЛАВА VIII

Cypripedeae.— Гомологии цветков у орхидей

ГЛАВА IX

Градация органов и пр.— Заключительные замечания

СПИСОК РИСУНКОВ

P. S. Я очень обязан м-ру Соуэрби за труд по выполнению схематических рисунков, которые он сделал настолько понятными, насколько это [вообще] было возможно.

ОБ ОПЫЛЕНИИ ОРХИДЕЙ НАСЕКОМЫМИ И ПР.

ВВЕДЕНИЕ

Цель нижеследующего сочинения показать, во-первых, что приспособления, при помощи которых опыляются орхидеи, так же разнообразны и почти так же совершенны, как и самые прекрасные приспособления в животном царстве; и, во-вторых, что эти приспособления имеют главною целью опыление цветков пыльцою, приносимою насекомыми с другого растения. В моем сочинении «О происхождении видов» я указал только общие основания, заставляющие нас предполагать, что необходимость для высших органических существ по временам скрещиваться с другой особью можно считать почти общим законом природы; или, говоря иначе, что ни один гермафродит не самооплодотворяется в течение непрерывного ряда поколений. Так как меня порицали за то, что я высказал это мнение, не подтвердив его достаточным количеством фактов, для которых названное сочинение не предоставляло необходимого простора, то мне и хочется теперь показать, что я говорил, основываясь на детальном изучении предмета.

Мне пришлось издать этот небольшой трактат отдельно, так как он слишком обширен для того, чтобы соединить его с каким-либо другим предметом. Так как всеми признается, что орхидеи принадлежат к числу наиболее оригинальных и разнообразных форм растительного царства, то мне думалось, что сообщаемые мною факты заставят некоторых наблюдателей повнимательнее вглядеться в особенности наших различных туземных видов. Исследование многочисленных прекрасных приспособлений, встречающихся у них, возвысит во мнении очень многих людей все растительное царство. Я опасаюсь только, что необходимые подробности слишком мелки и сложны для того, кто не чувствует большой склонности к естественной истории. Этот трактат дает мне также случай попытаться доказать, что изучение органического мира в одинаковой мере интересно как для наблюдателя, вполне убежденного в том, что каждое органическое существо обязано своим строением вторичным законам, так и для того, кто видит в каждой ничтожной подробности строения результат прямого вмешательства творца.[2]

Прежде всего я должен сказать, что еще Христиан Конрад Шпренгель в удивительном и ценном сочинении «Das entdeckte Geheimniss der Natur», изданном в 1793 г., дал превосходный очерк действия различных частей [цветка] у представителей рода Orchis; так, ему было

хорошо известно положение рыльца, и он открыл, что насекомые необходимы для перенесения пыльцевых масс.* Но он упустил из вида много любопытных приспособлений, повидимому, вследствие убеждения в том, что рыльце пестика обыкновенно получает пыльцу из своего же цветка. Шпренгель также отчасти описал строение Epipactis; но что касается Listera, то он совершенно ошибочно понял замечательные, характерные для этого рода, явления, которые были хорошо описаны д-ром Гукером в «Philosophical Transactions» за 1854 г. Д-р Гукер сделал полное и тщательное описание строения частей, с рисунками; но так как он не обратил внимания на содействие насекомых, то он не вполне понял значение полученных результатов. Роберт Броун ** в своей знаменитой статье в «Linnaean Transactions» высказывает убеждение, что насекомые необходимы для оплодотворения[3] большинства орхидей, но в то же время прибавляет, что с этим убеждением не совсем мирится тот факт, что нередко все коробочки на плотном цветочном колосе приносят семена: мы увидим впоследствии, что это сомнение неосновательно. Многие другие авторы сообщили факты и выразили более или менее определенное убеждение о необходимости содействия насекомых для оплодотворения орхидей.

На страницах настоящего сочинения я буду иметь удовольствие высказать мою глубокую благодарность разным лицам за ту постоянную любезность, с которою они посылали мне свежие экземпляры растений, без чего это сочинение не могло бы появиться. Те хлопоты, которые приняли на себя многие из моих любезных сотрудников, были чрезвычайно велики: всякий раз, когда мне случалось обращаться за помощью или за какими-нибудь сведениями, мне самым великодушным образом оказывалось всякое возможное содействие.

Объяснение терминов

На случай, если этот трактат попадет в руки читателя, никогда не занимавшегося ботаникой, нелишне объяснить значение общеупотребительных терминов. У большинства цветков тычинки, или мужские органы, кольцом окружают один или несколько женских органов, называемых пестиками. У всех обыкновенных орхидей имеется только одна хорошо развитая тычинка, сросшаяся с пестиками, которые вместе с ней образуют *колонку* [columna]. Обыкновенно тычинки состоят из нити, или поддерживающей ножки (редко заметной у британских орхидей), которая несет пыльник; внутри пыльника находится пыльца, или мужской оплодотворяющий элемент. Пыльник разделяется на два гнезда, которые у большинства орхидей совершенно раздельны, так что у некоторых видов кажутся как бы двумя отдельными пыльниками. Пыльца у всех обыкновенных растений состоит из мельчайшего зернистого порошка; но у большинства орхидей пылинки соединяются в комочки, которые нередко поддерживаются очень

* Дельпино нашел (Delpino, «Ult. osservazioni sulla dicogamia», ч. II, 1875, стр. 150) заметку Ветчера, напечатанную в 1801 году в Roemers «Archiv für die Botanik», т. II, стр. 11, которая, очевидно, осталась никому неизвестной. В этой заметке Ветчер, повидимому, незнакомый с сочинением Шпренгеля, доказывает, что насекомые необходимы для опыления различных орхидей, и хорошо описывает удивительное строение Neottia.

** R. Brown, «Linnaean Transactions», 1833, т. XVI, стр. 704.

любопытным придатком, носящим название *каудикула* [хвостик]. Эта часть, а также и все другие органы будут подробнее описаны и изображены в отделе, посвященном первому виду, — *Orchis mascula*. Пыльцевые массы с своими каудикулами и другими придатками называются *поллиниями*.

Орхидеи собственно имеют три соединенных вместе пестика, или женских органа, причем верхняя и передняя поверхности двух из них образуют два рыльца. Но оба рыльца часто совершенно сливаются, так что представляются одним. Во время акта опыления рыльце прободается длинными трубочками, которые отходят от пыльцевых зерен и посредством которых содержимое пылинок проникает до семяпочек или молодых семян, находящихся в завязи.

Верхнее рыльце превращается в своеобразный орган, называемый *клювиком* [rostellum], который у многих орхидей не имеет сходства с настоящим рыльцем. В зрелом виде он заключает в себе липкое вещество или даже весь состоит из него. У многих видов пыльцевые массы прочно прикреплены к участку его внешней перепонки, который, при посещении насекомыми цветов, уносится вместе с пыльцевыми массами. Эта отделяющаяся часть у большинства британских орхидей состоит только из маленького кусочка перепонки с лежащим под ним слоем или комочком липкого вещества, и я буду называть ее «*липким диском*» [прилипальцем], но у многих экзотических видов отделяющийся участок настолько велик и так важен, что одну часть его должно называть, как и выше, липким диском, а другую, к концу которой прикреплены комочки пыльцы, *ножкою* клювика [pedicellus]. Ученые называли отделяющуюся часть клювика «железкою», или «ретинакулум» [retinaculum], так как ее очевидное назначение удерживать на месте комочки пыльцы на своих местах. Ножка, или продолжение клювика [rostellum], к которому у многих экзотических видов прикреплены пыльцевые массы, повидимому, обыкновенно смешивались, под названием каудикула [caudicula], с настоящей каудикулой пыльцевых масс, хотя по природе и по происхождению они совершенно различны. Часть клювика, остающаяся после удаления дисков и липкого вещества, называется иногда «сумочкой» [bursicula], «ямкой» [fovea], «мешочком», или «кармашком». Но будет удобнее избегать всех этих терминов и называть видоизмененное рыльце клювиком [rostellum], иногда с присоединением прилагательного, определяющего его форму; при этом часть клювика, которая удаляется заодно с пыльцевыми массами, будет называться *липким диском* иногда вместе с *ножкою* [pedicellus].

Наконец, три наружные части цветка называются *чашелистиками* и образуют чашечку; но они не зеленые, как у большинства обыкновенных цветков, а окрашенные, подобно трем внутренним частям, или *лепесткам* цветка. Почти у всех видов один из лепестков, который собственно является верхним, крупнее других и находится на нижней стороне цветка, будучи перемещенным сюда вследствие скручивания завязи; здесь он образует «посадочную площадку» для насекомых. Он называется нижней губой, или *labellum*, и часто принимает оригинальные формы. Он выделяет нектар для привлечения насекомых и часто продолжается в шпоровидный нектарник.[4]

ГЛАВА I

OPHREAE

Строение цветка у *Orchis mascula*. — Способность к движению поллиниев. — Совершенное приспособление частей у *Orchis pyramidalis*. — Другие виды Orchis и некоторых близких родов. — О насекомых, посещающих различные виды, и о том, насколько часты их посещения. — О плодовитости и бесплодии различных орхидей. — О выделении нектара и о намеренном задерживании насекомых, достающих его.

В предлагаемом сочинении я следовал, насколько это возможно, классификации Orchideae, данной Линдли.[5] Британские виды принадлежат к пяти из установленных им триб: Ophreae, Neotteae, Arethuseae, Malaxeae и Cypripedeae, но две последние трибы содержат только по одному роду. Различные британские и чужеземные виды, принадлежащие к разным трибам, описываются в восьми первых главах. Восьмая, кроме того, содержит рассуждение о гомологиях цветков Orhideae. Девятая глава посвящена соображениям общим и смешанного характера.

Ophreae заключают в себе большую часть наших обыкновенных британских видов, и мы начнем с рода Orchis. Нижеследующие подробности могут показаться читателю не совсем удобопонятными, но я могу уверить его, что если у него хватит терпенья разобраться в первом примере, то следующие легко будут поняты им. Прилагаемые рисунки (рис. 1) показывают относительное положение важнейших органов в цветке *O. mascula*. Чашелистики и лепестки удалены, за исключением губы венчика с нектарником. Нектарник показан только сбоку (*n*, фиг. A), так как при рассматривании спереди его расширенное устье почти совершенно скрывается в тени (B). Рыльце (*s*) — двухлопастное и состоит из двух почти совершенно сросшихся рылец; оно находится под кармашкообразным клювиком. Пыльник (*a* в B и A) состоит из двух довольно далеко отстоящих одно от другого гнезд, которые спереди вскрыты по длине: каждое гнездо заключает пыльцевую массу, или поллиний.

На фиг. C изображен поллиний, вынутый из одного из двух гнезд пыльника; он состоит из нескольких клиновидных пакетиков пылинок (см. фиг. F, в которой пакетики искусственно разъединены), соединенных вместе чрезвычайно эластичными тонкими нитями. Эти нити соединяются на нижнем конце каждой пыльцевой массы и вместе образуют прямую упругую каудикулу (*c*, C), конец которой прочно прикреплен к липкому диску (*d*, C), состоящему (как это ясно видно в разрезе кармашкообразного клювика, см. фиг. E) из маленького овального

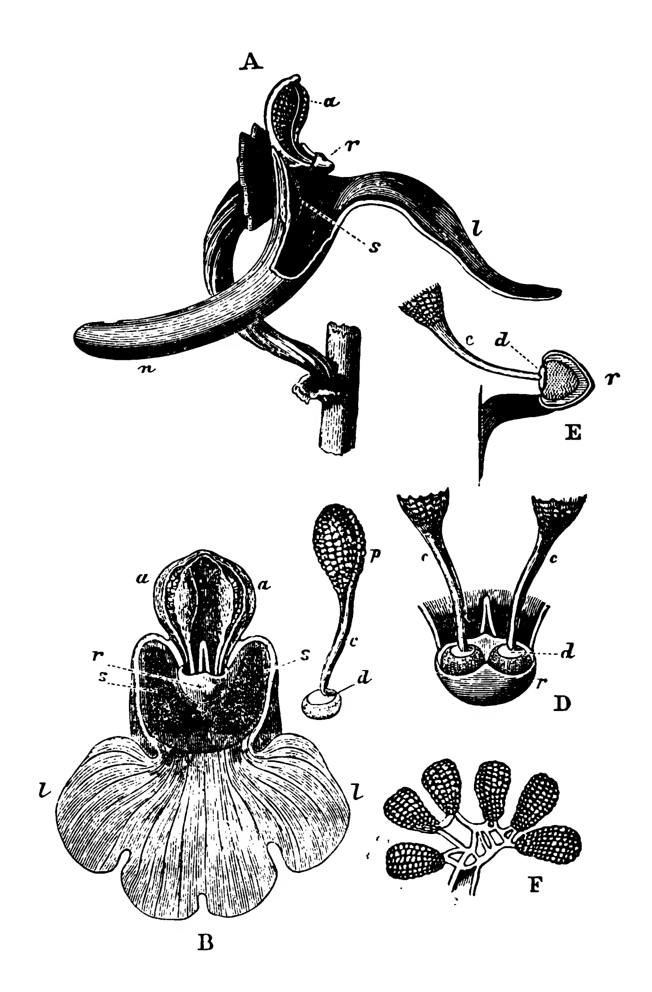


Рис. 1. *Orchis mascula.*

a — двугнездый пыльник, *r* — клювик (rostellum), *s* — рыльце (stigma), *l* — губа (labellum), *n* — нектарник, *p* — пыльцевая масса, *c* — каудикула поллиния, *d* — липкие диски поллиния.

A — вид цветка сбоку; все лепестки и чашелистики отрезаны, за исключением губы, у которой отрезана левая половина, равно как и верхняя часть левой стороны нектарника.

B — вид цветка спереди; все лепестки и чашелистики за исключением, губы, удалены.

C — один поллиний; видны пакетики пыльцы, каудикула и липкий диск.

D — вид спереди на каудикулы обоих поллиниев с их дисками, лежащими внутри клювика, губа которого опущена книзу.

E — разрез через клювик ближе к одной его стороне; видны заключенный в нем диск и каудикула поллиния; губа клювика не опущена.

F — пакетики пыльцы, соединенные эластическими нитями, которые здесь растянуты.

(По Бауэру) .

кусочка перепонки, с комочком липкого вещества на нижней стороне. У каждого поллиния свой отдельный диск, и два комочка липкого вещества помещаются вместе (фиг. D) внутри клювика.

Клювик, — почти шарообразный, несколько заостренный выступ, нависший над двумя почти слившимися рыльцами, — должен быть описан во всех подробностях, так как всякая деталь его строения имеет важное значение. Разрез одного из двух дисков и комочков липкого вещества изображен на фиг. E, а вид обоих липких кружочков внутри клювика — на фиг. D. Эта последняя фигура (D), вероятно, всего лучше может выяснить строение клювика, но должно иметь в виду, что передняя губа на этом рисунке значительно оттянута вниз. Нижняя часть пыльника соединяется с заднею стороною клювика, как это можно видеть на фиг. B. На ранней стадии развития клювик состоит из массы многоугольных клеточек, наполненных буроватым веществом; эти клеточки скоро разрушаются, превращаясь в два комочка чрезвычайно липкого полужидкого вещества, лишенного всякого строения. Эти липкие массы слегка продолговаты, почти плоски сверху и выпуклы снизу. Они совершенно свободно лежат внутри клювика (окруженные жидкостью), исключая задней стороны, где каждый липкий комочек прилипает к небольшой частичке или диску внешней перепонки клювика. Концы двух каудикул прочно прикреплены снаружи к этим двум маленьким кружочкам перепонки.

Перепонка, образующая всю внешнюю поверхность клювика, сначала бывает сплошная; но как только цветок раскрывается, малейшее прикосновение вызывает в ней поперечный разрыв в виде извилистой линии впереди гнезд пыльника и находящегося между ними маленького гребня, или складки перепонки (см. фиг. D). Этот разрыв не изменяет формы клювика, но превращает его переднюю часть в губу, которая может быть легко отогнута книзу. Эта губа (клювика) изображена значительно отогнутою на фиг. D, а на фиг. B ее конец виден с лицевой стороны. Когда губа совершенно отогнута, два комочка липкого вещества выставляются наружу. Благодаря эластичности задней части губа, или кармашек, отогнутая книзу, снова приподнимается и закрывает оба липких комочка.

Не могу утверждать, что разрыв внешней перепонки клювика никогда не происходит сам собою, и нет сомнения, что перепонка подготовляется к разрыву, становясь очень непрочной вдоль определенных линий; но мне много раз случалось видеть, что этот акт происходит от чрезвычайно легкого прикосновения — настолько легкого, что, по моему мнению, процесс бывает не просто механическим, но, за неимением лучшего термина, может быть назван жизненным. Потом мы встретимся с другими случаями, когда легкое прикосновение или пáры хлороформа вызывают разрыв внешней перепонки клювика вдоль известных определенных линий.

В то самое время, как клювик спереди разрывается поперек, он, по всей вероятности (ибо невозможно удостовериться в этом вследствие расположения частей), разрывается сзади по двум овальным линиям, и таким образом оба маленьких диска перепонки, к которым снаружи прикреплены две каудикулы, а изнутри — два комочка липкого вещества, совершенно отделяются и освобождаются от всей остальной наружной поверхности клювика. Линия разрыва, таким образом, очень сложна, но точно определена.

Так как оба гнезда пыльника вскрываются спереди в продольном направлении от вершины до самого основания, даже прежде, чем цветок распустится, то из этого следует, что, как скоро клювик разорвется соответствующим образом под влиянием легкого прикосновения, его губа может быть легко отогнута книзу, и так как оба маленьких диска уже отделены один от другого, то оба поллиния теперь совершенно свободны, хотя и лежат еще на своих местах. Таким образом, пакетики пыльцы и каудикулы все еще находятся внутри гнезд пыльника; диски составляют еще часть клювика, но уже обособлены, а комочки липкого вещества все еще заключены внутри клювика.

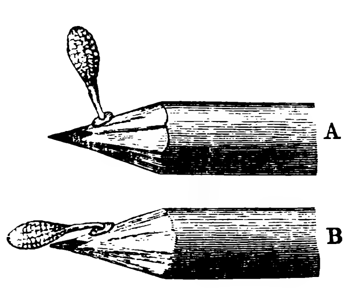


Рис. 2.

А — пыльцевая масса *Orchis mascula*, только что прикрепившаяся; В—она же по окончании процесса опускания.

Теперь посмотрим, как действует этот сложный механизм у *Orchis mascula* (рис. 1). Предположите, что насекомое садится на губу венчика, образующую удобную посадочную площадку, и просовывает свою голову в камеру (см. вид сбоку А или спереди В), сзади которой лежит рыльце (*s*), чтобы достать своим хоботком конец нектарника; или, — что также хорошо покажет действие этого механизма, — просуньте потихоньку обыкновенный остро очиненный карандаш в нектарник. Ввиду того, что кармашкообразный клювик выдается в проход, ведущий в нектарник, едва ли возможно просунуть в него какой-либо предмет, не коснувшись клювика. Тогда внешняя перепонка клювика разрывается по надлежащим линиям, и его губа, или кармашек, легко отгибается книзу. А если это произойдет, то один или оба липких комочка почти неизбежно коснутся введенного предмета. Сами же комочки настолько липки, что они крепко пристают ко всему, чего бы ни коснулись. Помимо того липкое вещество обладает особым химическим свойством — твердеть и засыхать в течение нескольких минут, подобно цементу. Так как гнезда пыльника спереди вскрыты, то, когда насекомое вытащит головку, или когда мы вытащим обратно карандаш, вместе с ними будут извлечены один или оба поллиния, которые крепко прилипнут к ним в виде торчащих рожков, как это изображено (рис. 2) на верхней фигуре А. При этом крайне необходимо, чтобы этот цемент приставал очень крепко, ибо если бы поллинии упали назад или в сторону, то ни в каком случае не могло бы совершиться опыление цветка. Когда поллинии прикреплены к какому-либо постороннему предмету, их положение мало отличается от того, в каком они находятся в своих гнездах. Теперь предположим, что насекомое летит к другому цветку, или введем карандаш с прикрепленным к нему поллинием в тот же самый или в другой нектарник: при взгляде на диаграмму (рис. 1, А) будет очевидно, что крепко прилипший поллиний просто упрется или будет вдвинут туда же, где он помещался раньше, а именно в гнездо пыльника. Как же при этом может произойти опыление цветка? Оно совершается при помощи прекрасного приспособления: хотя липкая поверхность продолжает быть прикрепленной неподвижно, однако с виду незначительный и маленький диск перепонки, к которому прикреплена каудикула, одарен замечательною способностью сокращаться

(дальше это будет описано подробнее), вследствие чего поллиний изгибается под углом приблизительно в девяносто градусов, всегда в одном и том же направлении, а именно к концу хоботка или карандаша; это длится, средним числом, тридцать секунд. Положение поллиния после такого перемещения изображено на рис. 2, B. Возвращаясь к той же диаграмме (рис. 1, A), мы увидим, что если после этого движения, которое заканчивается в промежуток времени, необходимый вля того, чтобы насекомое успело перелететь на другое растение, * двести карандаш в нектарник, то толстый конец поллиния как раз упрется в поверхность рыльца.

Теперь выступает на сцену другое замечательное приспособление, давно уже отмеченное Робертом Броуном. ** Рыльце очень липко, но не настолько, чтобы поллиний при прикосновении оторвался целиком от головки насекомого или от карандаша, и, однако, достаточно липко для того, чтобы эластичные нити (рис. 1, F), которыми связаны пакетики пыльцевых зерен, перервались и некоторые из них остались на рыльце. Таким образом поллиний, прикрепленный к насекомому или к карандашу, может быть приложен к нескольким рыльцам и опылить все. Мне часто случалось видеть приклеившиеся к хоботку ночной бабочки поллинии *Orchis pyramidalis*,[6] от которых остались одни только каудикулы в виде обрубков, так как все пакетики пыльцы прилипли к рыльцам цветков, посещенных один за другим.

Нужно отметить еще одну или две маленькие детали. Комочки липкой материи внутри кармашкообразного клювика окружены жидкостью; и это очень важно, ибо, как упомянуто выше, липкое вещество, выставленное на воздух, очень быстро твердеет. Я вынимал комочки из их сумочек и находил, что через несколько минут они совершенно теряли способность прилипания. С другой стороны, маленькие диски перепонки, движение которых, вызывая движение поллиниев, столь безусловно необходимо для опыления цветка, находятся на верхней и задней поверхностях клювика и, будучи плотно прикрыты основаниями гнезд пыльников, остаются таким образом влажными внутри их, а это очень необходимо, так как достаточно оставить диск открытым в течение тридцати секунд, чтобы поллинии опустились; пока же диск остается влажным, поллинии постоянно готовы к действию, когда бы ни унесло их насекомое.

Наконец, как я объяснил, кармашек (клювика), будучи опущен, опять принимает прежнее положение; и это также оказывает важную услугу, ибо если бы не происходило этого движения, и насекомое, отогнув губу, не унесло липких комочков или унесло один только из них, то в первом случае оба, а во втором один остались бы неогражденными от действия воздуха; следовательно, один или оба быстро потеряли бы всякую липкость, и поллиний стал бы совершенно бесполезен. Что у многих родов орхидей насекомые часто уносят зараз только один из двух поллиниев — это известно; вероятно даже, что обыкновенно они уносят только один, ибо у нижних и более старых цветков почти всегда оказываются удаленными оба поллиния, в то время как у более молодых цветков, расположенных под самыми почками и реже посе-

* Д-р Г. Мюллер (H. Müller, «Die Befruchtung der Blumen durch Insecten», 1873. стр. 84) наблюдал шмелей за работой на цветочных колосьях *Orchis mascula* и находит, что это указание правильно.

** R. Brown, «Transactions of the Linnean Society», т. XVI, стр. 731.

щаемых, часто бывает удален только один поллиний. В одном колосе *Orchis maculata* я насчитал до десяти цветков, главным образом верхних, у которых был унесен только один поллиний, а другой еще находился на своем месте; при этом губа клювика была хорошо закрыта, так что весь механизм был вполне приспособлен для последующего удаления поллиния каким-либо другим насекомым.

Когда появилось первое издание настоящей книги, мне еще не случалось видеть насекомых, прилетающих на цветки названного вида; но один из моих друзей наблюдал за некоторыми растениями и видел, что они посещаются большим числом шмелей, очевидно *Bombus muscorum*; а доктор Г. Мюллер * видел четыре другие вида Bombus за работой. Он поймал девяносто семь экземпляров, и из них тридцать два оказались с прилипшими к головкам поллиниями.

Сделанное выше описание действия органов у *Orchis mascula* приложимо и к *O. morio*, *fusca*, *maculata* и *latifolia*.[7] Эти виды представляют легкие и, очевидно, соответственные различия в длине каудикул, в направлении нектарника, в форме и положении рыльца, но они не заслуживают подробного описания. У всех названных растений поллинии, удаленные из гнезд пыльника, претерпевают любопытное наклонение книзу, которое столь необходимо для того, чтобы они приняли надлежащее положение на головке насекомого и таким образом могли коснуться поверхности рыльца другого цветка. Г. Мюллеру и мне самому случалось видеть шесть видов шмелей, пчел и два других рода, прилетавших на цветки *Orchis morio*. К некоторым из пчел прилипало от десяти до шестнадцати пыльцевых масс, к головке одной *Eucera longicornis* — одиннадцать, к головке *Osmia rufa* — несколько поллиниев и несколько к обнаженной поверхности (как раз над челюстями) *Bombus muscorum*. Г. Мюллер наблюдал двенадцать различных видов пчел, посещавших цветки *O. latifolia*, на которые прилетали также двукрылые (Diptera). Сын мой Джордж, производя в течение некоторого времени наблюдения над *O. maculata*, видел много экземпляров одной мухи (*Empis livadi*), погружавших свой хоботок в нектарник, а впоследствии тот же факт был наблюдаем и мною. Сын мой принес домой шесть экземпляров этой Empis с поллиниями, прилипшими к их сферическим глазкам на одном уровне с основанием усиков. Поллинии уже были наклонены книзу и лежали почти на самом хоботке параллельно ему: таким образом, они занимали положение, превосходно приспособленное к тому, чтобы они коснулись рыльца. К одному экземпляру были прикреплены таким образом шесть поллиниев, а к другому три. Мой сын видел также другой более мелкий вид (*Empis pennipes*), погружавший свой хоботок в нектарник; но этот вид опылению цветов содействовал не так хорошо и правильно, как упомянутый раньше. На одном экземпляре последнего вида Empis было пять, а на другом три поллиния, которые прилипли к спинной поверхности их выпуклой груди. Г. Мюллер видел два других рода Diptera за работой на этой Orchis, причем поллинии прилипли к передней части их тела; в одном случае он видел прилетевшего на эти цветы шмеля. **

* H. Müller, «Die Befruchtung» и т. д., стр. 84.

** М. Жирар поймал длиннорогого жука, *Strangalia atra*, с пучком пыльцевых масс этой Orchis, прилипших к передней части рта: M. Girard, «Annales de la Soc. Entomolog. de France», т. IX, 1869, стр. XXXI.

Теперь мы переходим к *Orchis* (подрод Anacamptis) *pyramidalis*, одному из наиболее высоко организованных видов, который я изучил и который многими ботаниками выделяется в особый род. Относительное положение частей (рис. 3) здесь значительно отличается от того, какое существует у *Orchis mascula* и родственных с ним видов. Здесь мы находим две совершенно отдельные округлые рыльцевые поверхности (*s*, *s*, A), находящиеся по сторонам кармашкообразного клювика. Последний орган, вместо того, чтобы находиться на некоторой высоте над нектарником, настолько опущен (см. вид сбоку B), что висит над его устьем и частью закрывает его. Преддверие нектарника, образуемое соединением краев губы венчика (labellum) с колонкою, широкое у *Orchis mascula* и родственных с ним видов, здесь маленькое. Кармашкообразный клювик на нижней стороне, посредине, полый и наполнен жидкостью. Липкий диск один и имеет форму седла (фиг. C и E), он несет на своей почти плоской верхушке, или седалище, обе каудикулы поллиниев, концы которых прочно прикреплены к его верхней поверхности. До разрыва перепонки клювика можно ясно видеть, что седлообразный диск составляет непосредственное продолжение остальной поверхности. Диск отчасти закрыт и остается влажным (что в высшей степени важно), благодаря тому, что охватывается сверху основаниями двух гнезд пыльника. Он состоит из многих слоев маленьких клеточек и вследствие этого довольно толст; он покрыт снизу слоем чрезвычайно клейкого вещества, которое образуется внутри клювика. Он вполне соответствует двум маленьким, овальным, отдельным дискам, к которым прикрепляются две каудикулы у *Orchis mascula* и других близких видов.

Когда цветок открывается и в клювике происходит симметрический разрыв, от прикосновения ли или сам собою (я не знаю отчего именно), то малейшее давление опускает вниз губу клювика, т. е. нижнюю и двулопастную часть внешней перепонки клювика, которая вдается в устье нектарника. Когда губа клювика опускается, нижняя липкая поверхность диска, пока еще остающаяся на своем месте, обнажается и почти наверное должна прилипнуть к прикасающемуся предмету. Даже человеческий волос, воткнутый в нектарник, достаточно крепок для того, чтобы опустить губу клювика, или кармашек, и липкая поверхность седельца прилипает к нему. Однако, если надавить на губу только слегка, то она снова поднимается кверху и закрывает нижнюю сторону седельца.

Совершенное приспособление частей хорошо обнаруживается при отрезании конца нектарника и при введении щетинки через этот конец, — следовательно, в направлении, обратном тому, в котором бабочка всовывает свой хоботок; при этом оказывается, что легко прорвать клювик или проткнуть его, но редко удается или совсем нельзя захватить седельце. Когда последнее удаляется вместе с поллиниями на щетинке, нижняя губа клювика мгновенно заворачивается внутрь и оставляет устье нектарника более открытым, чем прежде; но я не берусь решить, оказывает ли это значительную услугу прилетающим на цветок бабочкам, а следовательно, и самому растению.

Наконец, губа [labellum] венчика снабжена двумя выдающимися валиками (*l′*, фиг. A, B), суживающимися к середине и расширяющимися наружу, подобно отверстию ловушки; эти валики служат для того, чтобы направлять какое-либо гибкое тело, подобное тонкой щетинке или волосу, в маленькое и округленное устье нектарника, которое

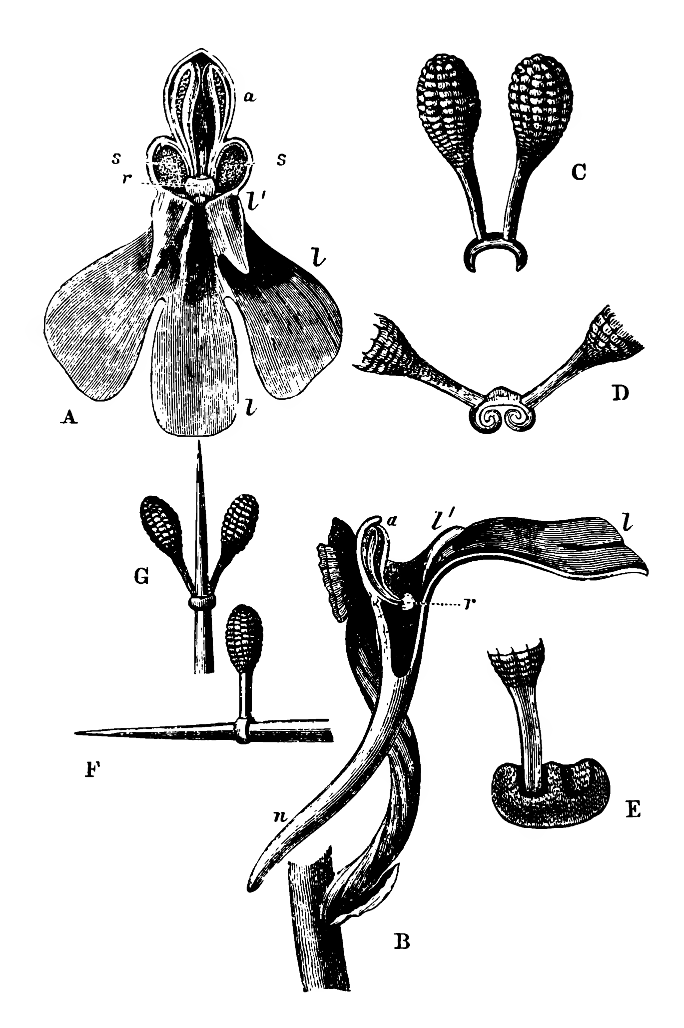


Рис. 3. *Orchis pyramidalis.*

a — пыльник, *s*, *s* — рыльца, *l* — губа (labellum), *l'* — направляющая пластинка на губе, *r* — клювик (rostellum), *n* — нектарник.

A — вид цветка спереди; все лепестки и чашелистики удалены, за исключением губы.

B — вид сбоку; все чашелистики и лепестки удалены, губа разрезана вдоль; левая сторона верхней части нектарника срезана.

C — два поллиния, прикрепленные к седлообразному липкому диску.

D — диск, после первого сокращения, но не обхвативший никакого предмета.

E — диск сверху, насильственно сплющенный; один поллиний удален; видно углубление на его поверхности, вызывающее второе движение поллиния.

F — поллинии, удаленные посредством введения иглы в нектарник, после того, как игла была обхвачена седельцем вследствие первого акта сокращения.

G — те же поллинии после второго движения и последующего опускания.

при своих незначительных размерах еще отчасти преграждается клювиком. Это приспособление направляющих валиков можно сравнить с небольшим инструментом, употребляемым иногда для вдевания нитки в тонкое ушко иголки.

Теперь посмотрим, как действуют эти части. Предположим, что бабочка сунула свой хоботок (а мы сейчас увидим, как часто на цветки прилетают Lepidoptera) между направляющими валиками губы венчика [labellum], или введем туда тонкую щетинку; она свободно проникнет до маленького устья нектарника и почти всегда оттянет книзу губу клювика; а раз это случилось, щетинка приходит в соприкосновение с обнажившейся сейчас клейкою нижнею поверхностью висящего в воздухе седлообразного диска. Если щетинку вытащить, вместе с нею вынимается и седельце с прикрепленными к нему поллиниями. Как только седло подвергнется действию воздуха, его края почти мгновенно быстрым движением закручиваются внутрь и обхватывают щетинку. Когда поллинии вытаскиваются за каудикулы посредством щипчиков, так что седельцу нечего захватить, то концы его, как мне случалось наблюдать, закручиваясь внутрь, касались один другого через девять секунд (см. фиг. D), а еще через девять секунд седельце, вследствие дальнейшего скручивания внутрь концов, превращалось в комочек, с виду сплошной. Хоботки многих бабочек, которых мне приходилось наблюдать, с прилипшими к ним поллиниями этого [вида] Orchis, были так тонки, что концы седельца тотчас же соприкасались на нижней стороне. Вследствие этого-то натуралист, пославший мне бабочку с несколькими седельцами, прилипшими к ее хоботку, и не знавший об этом движении, очень естественно пришел к странному заключению, что бабочки ловко пробуравливали как раз самые центры так называемых клейких желез у какой-то орхидеи.

Без сомнения, это быстрое охватывающее движение помогает укрепить седельце стоймя на хоботке, что очень важно; но для этой цели было бы достаточно быстрого отвердевания липкого вещества, и действительная цель, достигаемая этим обхватыванием или закручиванием, заключается в расхождении поллиниев. Поллинии, прикрепленные к плоской поверхности или седалищу седельца, сперва торчат вертикально и почти параллельно друг другу; но по мере того, как плоская спинка закручивается вокруг цилиндрического и тонкого хоботка или вокруг щетинки, поллинии по необходимости расходятся. Как скоро седельце охватило щетинку и поллинии разошлись, начинается второе движение, которое, подобно предыдущему процессу, исключительно зависит от сокращения седлообразного диска перепонки, что и будет подробнее описано в девятой главе. Это второе движение тождественно с соответствующим движением у *O. mascula* и близких ему видов и заставляет разошедшиеся поллинии, которые сперва торчали под прямым углом к иголке или щетинке (см. фиг. F), описать угол около девяноста градусов по направлению к кончику иголки (см. фиг. G), так что они наклоняются и в конце концов лежат в одной плоскости с иголкой. У трех экземпляров это последнее движение совершилось в течение тридцати — тридцати четырех секунд после удаления поллиниев из гнезд пыльника, и следовательно, спустя около пятнадцати секунд после того, как седельце обхватило щетинку.

Польза этого двойного движения становится очевидною, если щетинку с прилипшими к ней поллиниями, которые разошлись и приняли

наклонное положение, вдвинуть между направляющими валиками губы венчика и ввести в нектарник того же самого или другого цветка (сравн. фиг. A и G); концы обеих пыльцевых масс приняли теперь такое положение, что конец одной коснется рыльца с одной стороны, а конец другой в тот же самый момент коснется рыльца с противоположной стороны. Вещество, выделяющееся на рыльцах,— такое липкое, что когда поллинии вытаскиваются обратно, то эластические нити, при помощи которых пакетики пыльцы связаны между собою, разрываются; и можно видеть даже невооруженным глазом, что на обеих белых поверхностях рыльца при этом остается несколько темнозеленых крупинок. Я показывал этот маленький опыт многим лицам, и все они выражали живейшее удивление при виде совершенства этого приспособления, при помощи которого опыляется названная орхидея.

Так как нет другого растения, да едва ли есть и какое-нибудь животное, у которых приспособления одной части к другой и целого организма к другим организмам, далеко отстоящим от него на лестнице природы, могли бы быть названы более совершенными, чем те, которые наблюдаются у этой орхидеи, то следует коротко перечислить их. Так как цветки [*O. pyramidalis*] посещаются дневными и ночными Lepidoptera, то нет ничего фантастического в том предположении, что яркопурпуровый цвет (развился ли он специально для этой цели или нет) привлекает дневных бабочек, а сильный, тяжелый запах — ночных. Верхний чашелистик и два верхних лепестка образуют колпачок для защиты пыльника и поверхности рыльца от непогоды. Губа венчика развилась в длинный нектарник с целью привлечения Lepidoptera, и мы сейчас укажем основания, по которым можно подозревать, что нектар нарочно помещен так, что его можно высосать лишь медленно (у большинства других растений это происходит совершенно иначе) — с тою целью, чтобы дать липкому веществу на нижней стороне седельца затвердеть и высохнуть. Кто введет тонкую и гибкую щетинку в расширенное устье цветка, между суживающимися валиками губы, не усомнится в том, что эти последние играют направляющую роль и успешно препятствуют щетинке или хоботку входить в нектарник в косвенном направлении. Это последнее обстоятельство имеет очевидную важность, ибо если бы хоботок вошел вкось, то седлообразный диск прилип бы также косо, и поллинии, совершив свое сложное движение, не коснулись бы обеих боковых поверхностей рыльца.

Сверх того, клювик отчасти заграждает вход в нектарник, подобно ловушке для дичи, и ловушка эта настолько сложна и совершенна, с своими симметричными линиями разрыва, образующими седлообразный диск сверху и губу кармашка внизу, и, наконец, эта губа так легко опускается, что хоботок бабочки почти неизбежно должен обнажить клейкий диск и прилипнуть к нему. Но если этого не случается, то эластическая губа клювика поднимается и снова покрывает липкую поверхность, которая, таким образом, остается влажною. Липкое вещество внутри клювика прикреплено только к седлообразному диску и окружено жидкостью, так что оно не сохнет до тех пор, пока диск не вынут. Верхняя поверхность седельца, с прикрепленными каудикулами, прикрываемая основаниями гнезд пыльника, также сохраняет влажность, пока оно не вынуто из них; когда же это случится, тотчас же начинается своеобразное обхватывающее движение, благодаря которому поллинии расходятся, а потом движение наклонения, причем

то и другое имеют целью привести концы обеих пыльцевых масс в соприкосновение с обеими поверхностями рыльца. Эти поверхности рыльца не настолько липки, чтобы поллинии целиком оторвались от хоботка бабочки, но достаточно липки для того, чтобы разорвать эластические нити и удержать несколько пакетиков пыльцы, оставив еще обильный запас их на долю других цветков. *

Должно заметить, однако, что хотя для бабочки, по всей вероятности, требуется значительное количество времени, чтобы высосать нектар из цветка, однако поллинии не начнут опускаться (как это я знаю по опыту), пока они совсем не будут извлечены из цветка; с другой стороны, движение это не закончится, и поллинии не примут положения, необходимого для соприкосновения с поверхностями рыльца, пока не пройдет приблизительно полминуты; а этого времени совершенно достаточно, чтобы бабочка успела перелететь на другое растение и, таким образом, произвести скрещивание между двумя различными индивидуумами.

Orchis ustulata ** в некоторых существенных отношениях походит на *Orchis pyramidalis*, а в других отличается от него. На губе находится глубокий желобок, который, заменяя собою направляющие валики *O. pyramidalis*, приводит к маленькому треугольному отверстию короткого нектарника. Над верхним углом треугольника навис клювик, кармашек которого внизу несколько заострен. В соответствии с таким положением клювика близ устья нектарника — рыльце двойное и боковое. Этот вид любопытным образом показывает, как легко два отдельных рыльца, каковы рыльца *Orchis pyramidalis*, могут превратиться в одно, сделавшись сначала слегка лопастными, подобно рыльцу *Orchis mascula*, и потом приобретя свое настоящее строение. Ибо прямо под клювиком есть узкая поперечная кайма, образуемая настоящею рыльцевою тканью, которая соединяет два боковых рыльца, так что если бы эта кайма сделалась шире, то два рыльца превратились бы в одно поперечное, и наоборот, одно рыльце таким же образом может легко обратиться в двойное. Поллинии претерпевают обычное перемещение книзу и, достигая такого положения, слегка расходятся, так что получают возможность коснуться обоих боковых рылец.

Orchis (подрод Himantoglossum) *hircina*. — Прекрасный экземпляр этого чрезвычайно редкого британского растения (так называемого орхис-ящерица) с любопытною удлиненною губою венчика был мне прислан Оксенденом. Оба поллиния прикрепляются к одному почти четырехугольному диску; если их вынуть из гнезд, они не расходятся, но приобретают наклонное положение, описывая угол в 90° приблизительно в течение 30 секунд, и в этом положении они получают возможность коснуться единственного широкого рыльца, лежащего под клювиком. Мы видели у *O. pyramidalis*, что наклонение обоих поллиниев происходит вследствие сокращения диска, находящегося впереди каждого из них, причем образуются две бороздки, или желобка; между тем у настоящего вида вся передняя сторона диска сокращается или

* Покойный проф. Тревиранус подтвердил (Treviranus, «Botanische Zeitung», 1863, стр. 241) все мои наблюдения, но указывает две незначительные неточности в рисунках, которые я дал.

** Я очень обязан м-ру Чичестеру Оксендену из Брум-Парка за свежие экземпляры этой орхидеи, за его неистощимую любезность, с какой он снабжал меня живыми растениями, и за сведения, касающиеся многих из редких британских орхидей.

опускается, вследствие чего передняя часть отделяется от задней крутым уступом.

Aceras * (*Orchis*) *anthropophora.*—Каудикулы поллиниев необыкновенно коротки; нектарник состоит из двух маленьких круглых впадин в губе венчика, рыльце удлинено поперек, и, наконец, оба липких диска расположены так близко один от другого в клювике, что очертания одного незаметно переходят в очертания другого. Этот последний факт достоин внимания, как шаг к полному слиянию двух дисков, которое наблюдается у следующего вида Aceras, у *Orchis pyramidalis* и *hircina.* Тем не менее у Aceras насекомые иногда уносят только один поллиний, хотя и реже, чем у других видов Orchis.

Aceras (*Orchis*) *longibracteata.*[8]—М-р Моггридж дал интересное описание и изображение этого растения, произрастающего на юге Франции. ** Поллинии прикреплены к единственному липкому диску. Когда они уносятся, то не расходятся, как у *Orchis pyramidalis*, а, напротив, сходятся и потом уже наклоняются книзу. Самое замечательное в этом виде то, что насекомые, повидимому, высасывают нектар из маленьких открытых ячеек на поверхности губы венчика, похожей на медовый сот. Цветки посещаются различными перепончатокрылыми и двукрылыми насекомыми, и названный ученый видел поллинии, прилипшие к передней части головки большой пчелы, *Xylocopa violacea.*

Neotinea (*Orchis*) *intacta.*— М-р Моггридж прислал мне из северной Италии живые экземпляры этого очень редкого британского растения, которое, как он мне сообщил, замечательно тем, что производит семена без помощи насекомых. И действительно, когда я тщательно устранил насекомых, то почти все цветы образовали коробочки. Оплодотворение у этого растения обусловливается тем, что пыльца, будучи совершенно несвязной, падает сама собою на рыльце. Несмотря на это, у него есть короткий нектарник, поллинии снабжены маленькими липкими дисками, и все части устроены так, что, в случае посещения цветков насекомыми, пыльцевые массы, почти наверное, были бы извлечены и унесены на другой цветок, хотя и не с таким успехом, как у большинства других орхидей.[9]

Serapias cordigera, растущая в южной Франции, была описана м-ром Моггриджем в только что упомянутой статье. Поллинии прикреплены к единственному липкому диску; вынутые из гнезд, они сначала отклоняются назад, но вскоре после того перемещаются вперед и вниз обычным образом. Так как полость рыльца узка, то поллинии вводятся в нее при помощи двух направляющих пластинок.

Nigritella angustifolia.[10]— Этот альпийский вид, по словам д-ра Г. Мюллера, *** отличается от всех обыкновенных орхидей тем, что завязь у него не скручена, так что губа венчика находится на верхней стороне цветка, и насекомые садятся на противолежащие чашелистики и лепестки. Вследствие этого, когда бабочка погружает свой хоботок

* Выделение этого рода, — очевидно, совершенно искусственное. Это настоящий Orchis, но с очень коротким нектарником. Д-р Веделль описал (W e d d e l l, «Annales des Sc. Nat.»..., 3-me sér. Bot., т. XVIII, стр. 6) многочисленные случаи помесей (гибридов), происшедших естественным путем, между этою Aceras и *Orchis galeata.*

** M o g g r i d g e, «Journ. Linn. Soc. Bot.», т. VIII, 1865, стр. 256. Он дает также и изображение *Orchis hircina.*

*** H. M ü l l e r, «Nature», Dec. 31, 1874, стр. 169.

в узкий вход нектарника, липкие диски прилипают к нижней поверхности хоботка, и потом поллинии движутся не вниз, как у всех других орхидей, а вверх. В этом положении они получают возможность коснуться рыльца первого же цветка, который они затем посетят. Д-р Мюллер замечает, что цветы посещаются чрезвычайно большим количеством бабочек.

Я описал теперь строение большей части британских и нескольких чужеземных видов рода Orchis и близких к нему растений. Все эти виды, за исключением Neotinea, требуют для своего опыления помощи насекомых. Это с очевидностью вытекает из того факта, что поллинии так крепко сидят в гнездах пыльника, а комочек липкой материи — в кармашкообразном клювике, что их насильно нельзя вытряхнуть оттуда. Мы видели также, что поллинии только по прошествии некоторого времени принимают такое положение, в котором они могут коснуться поверхности рыльца, а это показывает, что они приспособлены для опыления не своих собственных цветков, а цветков другого растения. Чтобы доказать необходимость насекомых для опыления цветков, я накрывал стеклянным колпаком экземпляр *Orchis morio*, когда его поллинии еще не были унесены, оставив в то же время неприкрытыми три соседних экземпляра; я наблюдал последние каждое утро и ежедневно находил, что некоторые из поллиниев унесены, пока все они не подверглись этой участи; исключение составляли один цветок в самом низу одного колоса и один или два цветка на вершинах каждого колоса, поллинии которых не были вовсе унесены. Но должно заметить, что, когда на вершинах колосьев остаются открытыми лишь весьма немногие цветки, они уже не бросаются в глаза, и следовательно, они лишь изредка посещаются насекомыми. Потом я осмотрел совершенно здоровый экземпляр того же растения под стеклянным колпаком, и, разумеется, все его поллинии находились в гнездах пыльника. Я произвел подобные же опыты с экземплярами *O. mascula*, и результаты были те же. Достойно замечания, что насекомые не уносили поллиниев с колосьев, которые сначала были накрыты, а потом открывались; на этих соцветиях, разумеется, не получалось и семян, тогда как соседние экземпляры производили их в большом количестве. Из этого факта можно сделать тот вывод, что для каждого вида Orchis существует свой определенный период, по истечении которого насекомые перестают прилетать на них.

У многих из упомянутых до сих пор видов и у различных других европейских форм бесплодие цветков, предохраняемых от прилета насекомых, зависит единственно от того, что пыльцевые массы не приходят в соприкосновение с рыльцем. Что это так, доказал д-р Герман Мюллер, который, как он сообщает мне, прикладывал к их собственным рыльцам пыльцевые массы *Orchis pyramidalis* (44), *fusca* (6), *militaris* (14), *variegata* (3), *coriophora* (6), *morio* (4), *maculata* (18), *mascula* (6), *latifolia* (8), *incarnata* (3), *Ophrys muscifera* (8), *Gymnadenia conopsea* (14), *albida* (8), *Herminium monorchis* (6), *Epipogon aphyllus* (2), *Epipactis latifolia* (14), *palustris* (4), *Listera ovata* (5), *Cypripedium calceolus* (2), и в результате получались коробочки, достигавшие полного размера и содержавшие по виду хорошие семена.[11] Числа, поставленные после названий видов, показывают количество цветков, подвергшихся опыту в каждом случае. Эти факты замечательны потому, что

м-р Скотт и Фриц Мюллер * доказывали, что различные экзотические виды ни в нашей стране, ни на своей родине никогда не производят семенных коробочек, если их цветки опылены собственною пыльцою.

Из вышеприведенных замечаний и из того, что будет потом сообщено о Gymnadenia, Habenaria и некоторых других видах, можно смело вывести то общее заключение, ** что виды с коротким и не очень узким нектарником опыляются мухами и пчелами, *** тогда как виды с нектарником, очень удлиненным или имеющим очень узкий вход, опыляются дневными или ночными бабочками, так как они обладают длинными и тонкими хоботками. Таким образом, мы видим, что строение цветков орхидей и строение насекомых, посещающих эти цветки, любопытным образом соответствуют одно другому,— обстоятельство характерное для многих орхидных и других видов растений, как это обстоятельно доказал д-р Г. Мюллер.

Что касается *Orchis pyramidalis*, обладающего, как мы видели, продолговатым нектарником, то м-р Бонд любезно прислал мне большое количество Lepidoptera, и среди них я выбрал двадцать три вида, с прилипшими к хоботкам поллиниями названной орхидеи, которые легко можно узнать; виды эти перечислены в нижеследующем списке:

Polyommatus alexis
Lycaena phlaeas
Arge galathea
Hesperia sylvanus
» linea
Syrichthus alveolus
Anthrocera filipendulae
» trifolii ****
Lithosia complana
Leucania lithargyria (два экземпляра)
Caradrina blanda
» alsines
Agrotis cataleuca
Eubolia mensuraria (два экземпляра)
Hadena dentina
Heliothis marginata (два экземпляра)
Xylophasia sublustris (два экземпляра)
Euclidia glyphica
Toxocampa pastinum
Melanippe rivaria
Spilodes palealis
» cinctalis
Acontia luctuosa

Значительное большинство этих ночных и дневных бабочек имело по две или по три пары поллиниев, прилипших к ним, и притом всегда к хоботкам. На Acontia было семь пар (рис. 4), а на Caradrina не менее

* Извлечение из их наблюдений находится в моем сочинении «Variation of animals and plants under domestication», гл. XVII, 2-е изд., т. II, стр. 114.

** Несколько относящихся к этому предмету замечаний сделаны мною в «Notes on the fertilisation of orchids» в «Annals and mag. of nat. hist.», Sept. 1869 г., стр. 2.

*** Меньер (Ménière, «Bull. Soc. Bot. de France», т. I, 1854 г., стр. 370) говорит, что в коллекции д-ра Гепена он видел пчел, пойманных в Сомюре, с прилипшими к их головкам поллиниями орхидей; он утверждает, что одно лицо, имевшее пчел близ Jardin de la Faculté (в Тулузе?), жаловалось, что его пчелы возвращались из сада с головками, усаженными чем-то желтым, от чего они не могли освободиться. Это хорошо показывает, насколько крепко прилипали поллинии. Однако в данном случае нет указаний, принадлежали ли эти поллинии к роду Orchis или к какому-либо другому роду из того же самого семейства.

**** Я обязан м-ру Перфитту за исследование этой бабочки, упоминаемой в «Entomologist's weekly intelligencer», т. II, стр. 182 и т. III, стр. 3, Oct. 3, 1857. Поллинии были ошибочно приписаны *Ophrys apifera*. Пыльца изменила свой зеленый натуральный цвет в желтый; однако после промывания и просушки зеленый цвет восстанавливался.

одиннадцати пар. Хоботок этой последней бабочки представлял необыкновенную древообразную форму! Седлообразные диски, каждый с парою поллиниев, прилипли к хоботку, один перед другим, совершенно симметрично; это объясняется тем, что бабочка всегда погружала свой хоботок в нектарник одним и тем же способом, благодаря присутствию направляющих пластинок на губе. Несчастная Caradrina, с таким нагруженным хоботком, едва ли могла бы достать до конца нектарника и скоро погибла бы от голода. Обе эти бабочки, должно быть, сосали мед и из других цветков, сверх тех семи или одиннадцати, с которых они унесли свои трофеи, ибо ранее прилипшие поллинии потеряли значительную часть своей пыльцы, — что указывает на то, что они касались многих липких рылец.

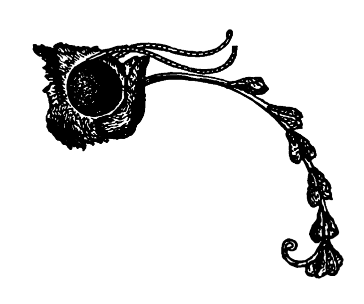


Рис. 4. Голова и хоботок *Acontia luctuosa* с семью парами поллиниев *Orchis pyramidalis*, прилипшими к хоботку.

Вышеприведенный список доказывает, что многие различные виды Lepidoptera посещают один и тот же род Orchis. *Hadena dentina* летает также на Habenaria. По всей вероятности, все орхидеи с удлиненными нектарниками посещаются многими родами бабочек. Очень сомнительно, чтобы какие-нибудь из британских орхидей опылялись исключительно специальными насекомыми, обитающими только в известных местностях; но потом мы увидим, что *Epipactis latifolia*, повидимому, опыляется только осами. Я дважды видел экземпляры *Gymnadenia conopsea*, пересаженные в сад за много миль от своей настоящей родины, у которых почти все поллинии оказались унесенными. М-р Маршалл из Эли * произвел такое же наблюдение над экземплярами *O. maculata*, пересаженными подобным образом. С другой стороны, у пятнадцати растений *Ophrys muscifera* ни одна из пыльцевых масс не была удалена. *Malaxis paludosa* была посажена в болото приблизительно за две мили от того, в котором она росла первоначально и немедленно же большая часть ее поллиниев была унесена.

Нижеследующий список имеет целью показать, что насекомые в большинстве случаев успешно выполняют опыление. Однако этот список ни в каком случае не дает ясного представления о том, насколько успешно оно выполняется; ибо я часто находил, что почти все поллинии унесены, но точную запись вел только в исключительных случаях, как это можно видеть из прилагаемых заметок. Сверх того, в большинстве случаев, неудаленные поллинии находились на верхних цветках под самыми цветковыми почками, и многие из них, по всей вероятности, были бы унесены впоследствии. Я часто находил большое количество пыльцы на рыльцах цветков, поллинии которых не были унесены, а это показывает, что насекомые посетили их. Во многих других случаях поллинии были унесены, но, однако, не было оставлено пыльцы на рыльцах.

* Marshall, «Gardeners' Chronicle», 1861, стр. 73. Сообщение м-ра Маршалла сделано было в ответ на некоторые из моих замечаний по этому поводу, предварительно напечатанных в «Gardeners' Chronicle», 1860, стр. 528.

[Список наблюдавшихся видов]	Количество цветков с одним или двумя унесенными поллиниями. Цветки, недавно распустившиеся, не шли в счет	Количество цветков с одним только унесенным поллинием. Эти цветки включены в левый столбец	Количество цветков, у которых ни один поллиний не был унесен
Orchis morio. Три маленьких растения, Северный Кент	22	2	6
Orchis morio. Тридцать восемь растений, Сев. Кент. Перед тем, как эти растения были исследованы в 1860 г., стояла необыкновенно холодная и сырая погода, длившаяся около 4-х недель; следовательно, наблюдения были произведены при самых неблагоприятных обстоятельствах	110	23	193
Orchis pyramidalis. Два экземпляра, Сев. Кент и Девоншир . . .	39	—	8
Orchis pyramidalis. Шесть растений из двух защищенных долин, Девоншир	102	—	66
Orchis pyramidalis. Шесть экземпляров с очень открытого берега, Девоншир	57	—	166
Orchis maculata. Один экземпляр, Стаффордшир. Из двенадцати цветков, поллинии которых не унесены, большая часть были молодые цветки ниже верхушечных цветочных почек	32	6	12
Orchis maculata. Один экземпляр, Серрей	21	5	7
Orchis maculata. Два экземпляра, Сев. и Южн. Кент	28	17	50
Orchis latifolia. Девять растений из Южн. Кента, присланных мне Б. С. Молденом. Все цветки были зрелые	50	27	119
Orchis fusca. Два растения, Южн. Кент. Цветки совершенно зрелые и даже увядшие	8	5	54
Aceras anthropophora. Четыре растения, Южн. Кент	63	6	34

Во второй группе экземпляров *Orchis morio*, упомянутых в предыдущем списке, мы видим вредное влияние чрезвычайно холодной и сырой погоды 1860 г. на посещение насекомыми, а, следовательно, и на опыление этой орхидеи, вследствие чего получилось очень немного семенных коробочек.

Я исследовал колосья *Orchis pyramidalis*, в которых поллинии были удалены из всех без исключения распустившихся цветков. Сорок

девять нижних цветков в колосе из Фолкстона (присланном мне сэром Чарлзом Ляйеллем) действительно произвели сорок восемь отличных семенных коробочек, а из шестидесяти девяти нижних цветков в трех других колосьях только в семи не образовались коробочки. Эти факты показывают, насколько хорошо дневные и ночные бабочки выполняют свою роль жрецов при заключении браков.*

Третья группа экземпляров *Orchis pyramidalis* в вышеприведенном списке выросла на крутом, поросшем травой, нависшем над морем (близ Торкея) берегу, где нет кустов или какого-либо другого прибежища для Lepidoptera. Удивляясь тому обстоятельству, что очень немногие поллинии были унесены, хотя колосья были старые и очень многие из нижних цветков завяли, я собрал для сравнения шесть других колосьев с двух поросших кустами и защищенных долин, отстоящих на полмили в ту и другую сторону от открытого берега. Эти колосья были, несомненно, моложе, и из них, по всей вероятности, было бы унесено еще несколько поллиниев; но и при настоящих условиях мы видим насколько чаще они посещались, а следовательно и опылялись бабочками, по сравнению с теми колосьями, которые выросли на очень открытом берегу. *Ophrys apifera* и *Orchis pyramidalis* растут вперемежку во многих частях Англии; то же было и здесь, но с тою разницей, что обыкновенно *Ophrys apifera* — более редкий из двух видов; в данном же случае он встречается в гораздо большем количестве, чем *Orchis pyramidalis*. Никому сразу не пришло бы в голову предположение, что главною причиною этого различия, по всей вероятности, было то обстоятельство, что открытое положение оказывалось неблагоприятным для Lepidoptera, а следовательно, и для образования семян у *O. pyramidalis*; между тем, как мы потом увидим, *Ophrys apifera* не находится в зависимости от насекомых.

Я исследовал много колосьев *Orchis latifolia*, так как, зная обычное состояние близко родственной *Orchis maculata*, я был удивлен, заметив, что в девяти почти увядших колосьях, как это видно из списка, лишь очень немногие поллинии были унесены. Впрочем, в одном случае *Orchis maculata* была оплодотворена еще хуже, ибо семь колосьев с 315 цветками образовали только сорок девять семенных коробочек, т. е. средним числом только по семи коробочек на каждом колосе. В этом случае растения росли целыми грядами, обширнее которых мне никогда раньше не случалось видеть; и мне думается, что тут было слишком много цветков, чтобы насекомые могли посетить и опылить все их. На некоторых других экземплярах *Orchis maculata*, выросших на недалеком расстоянии, на каждом колосе образовалось более тридцати коробочек.

Orchis fusca представляет еще более любопытный случай несовершенного оплодотворения. Я исследовал десять прекрасных колосьев из двух местностей в Южном Кенте, присланных мне м-ром Оксенденом и м-ром Молденом: большая часть цветков на этих колосьях несколько завяла, и пыльца была покрыта плесенью даже на самых

* В очень сырое лето 1875 г. я набрал шесть необыкновенно красивых колосьев *O. pyramidalis*. На них было 302 цветка, не считая четырнадцати, которые совершенно распустились и были способны к оплодотворению, и в этом случае только 119 цветков образовали коробочки, а в 183 таковых не получилось. В шести колосьях *O. maculata* имелось 187 цветков, из которых 82 образовали коробочки, а 105 — нет.

верхних цветках, из чего мы можем заключить, что из них не были бы унесены еще новые поллинии. Я исследовал все цветки только на двух колосьях, ввиду трудностей, обусловленных их увядшим состоянием, и результат можно видеть в списке, а именно: в пятидесяти четырех цветках оба поллиния оказались на месте, и только у восьми цветков один или оба поллиния были унесены. У этой орхидеи и у *Orchis latifolia*, из которых ни та, ни другая не были достаточно посещаемы насекомыми, было больше цветков без одного поллиния, чем без обоих. Я наугад рассмотрел еще много цветков на остальных колосьях *Orchis fusca*, и относительное количество унесенных поллиниев, очевидно, было не больше, чем в двух растениях, упоминаемых в списке. Все десять колосьев вместе имели 358 цветков, и, соответственно незначительному числу унесенных поллиниев, в них образовалось только одиннадцать коробочек: из десяти колосьев пять совсем не образовали ни одной коробочки, два колоса имели только по одной и один — четыре коробочки. В подтверждение того, что я сказал раньше относительно пыльцы, находимой часто на рыльцах цветков, которые сохраняют свои поллинии, я могу прибавить, что из одиннадцати цветков, произведших коробочки, у пяти оба поллиния находились еще в своих, тогда уже увядших, гнездах пыльника.

Эти факты, естественно, возбуждают подозрение, что *Orchis fusca* потому представляет столь редкий в Британии вид, что она недостаточно привлекательна для насекомых, а потому и производит недостаточно семян. Х. Шпренгель * заметил, что в Германии *Orchis militaris* (причисляемая Бентамом к одному виду с *Orchis fusca*) также несовершенно оплодотворяется, но все же более совершенно, чем наша *Orchis fusca*; именно, он нашел пять старых колосьев, имевших 138 цветков, на которых была тридцать одна коробочка. Он противопоставляет эти цветки цветкам *Gymnadenia conopsea*, у которой почти каждый производит коробочку.

Остается рассмотреть еще один любопытный вопрос, стоящий в тесной связи с предыдущим. Существование хорошо развитого шпоровидного нектарника, казалось бы, предполагает выделение нектара. Но Шпренгель, этот осторожнейший наблюдатель, тщательно исследовал множество цветков *Orchis latifolia* и *morio* и не мог найти в них ни капли нектара; подобным же образом и Крюниц** не мог найти нектара ни в нектарнике, ни на губе венчика *Orchis morio*, *fusca*, *militaris*, *maculata* или *latifolia*. Я рассматривал все наши обыкновенные британские виды и никогда не мог найти следов нектара; я исследовал, например, одиннадцать цветков *Orchis maculata*, взятых с различных экземпляров из различных округов и притом занимавших самое благоприятное положение на каждом колосе, и не мог найти под микроскопом ни малейшей капельки нектара. Шпренгель называет эти цветки «*Scheinsaftblumen*», мнимо-нектароносными; он думает, что эти растения существуют благодаря организованному систематическому обману. ибо ему хорошо известно было, что посещения насекомых необходимы для их опыления. Но когда мы подумаем о бесчисленном множестве

* Sprengel, «Das entdeckte Geheimniss» и т. д., стр. 404.

** На которого ссылается И. Г. Курр (J. G. Kurr, «Untersuchungen über die Bedeutung der Nectarien», 1833, стр. 28). См. также Sprengel, «Das entdeckte Geheimniss», стр. 403.

растений, которые жили в течение крайне продолжительного времени, причем все они, из поколения в поколение, нуждались в том, чтобы насекомые переносили пыльцевые массы от одного цветка к другому; и так как, кроме того, мы знаем, что одни и те же насекомые — как об этом можно судить по большому числу пыльцевых масс, прилипших к их хоботкам, — летают на множество цветков, то мы едва ли можем верить в обман такого огромного масштаба. Тот, кто разделяет мнение Шпренгеля, должен отвести очень невысокое место чутью или инстинктивному знанию многих пород насекомых, даже пчел. Чтобы испытать интеллект дневных и ночных бабочек, я проделал следующий маленький опыт, который можно повторить в большем масштабе. Я удалил немногие уже распустившиеся цветки на колосе *O. pyramidalis* и отрезал на половину длины нектарники шести ближайших нераспустившихся цветков. Когда все цветки почти уже завяли, я нашел, что из пятнадцати верхних цветков с цельными нектарниками у тринадцати поллинии были унесены и только у двух они находились еще в гнездах пыльника; из шести цветков с отрезанными нектарниками у трех поллинии были унесены и три находились еще на месте; а это показывает, что бабочки совершают свою работу не совсем бессмысленно.*

Можно сказать, что и природа проделывает тот же самый опыт, но только не вполне совершенно; так, напр., *Orchis pyramidalis*, как указано м-ром Бентамом,** часто производит уродливые цветки без нектарника или с коротким и несовершенным нектарником. Сэр Ч. Ляйелль прислал мне несколько колосьев из Фолкстона со многими именно такими цветками: шесть оказались без всякого следа нектарника, и их поллинии не были унесены. Около двенадцати других цветков обладали или короткими нектарниками, или не вполне развитой губою, причем направляющие пластинки или отсутствовали, или чрезмерно развились и сделались листовидными, и из таких цветков только у одного поллинии были унесены, а у другого замечалось набухание завязи. Однако я нашел, что седлообразные диски в этих восемнадцати цветках были вполне совершенными и немедленно охватывали иглу, введенную в надлежащее место. Бабочки уносили поллинии и успешно опыляли совершенные цветки на тех же самых колосьях, так что они, должно быть, пренебрегали уродливыми цветками или если и прилетали на них, то расстройство сложного механизма частей препятствовало унесению поллиниев и мешало опылению цветков.

Несмотря на эти разнообразные факты, я все еще подозревал, что наши обыкновенные орхидеи должны выделять нектар, и решился тщательнейшим образом исследовать *Orchis morio*. Как только распустилось несколько цветков, я начал свои наблюдения и продолжал их в течение двадцати трех дней: я осматривал цветы после солнечного

* Курр (J. G. Kurr, «Bedeutung der Nectarien», 1833, стр. 123) отрезал нектарники у пятнадцати цветков *Gymnadenia conopsea*, и они не образовали ни одной коробочки; так же поступил он с пятнадцатью цветками *Platanthera* или *Habenaria bifolia*, и последние принесли только пять коробочек, но при этом должно заметить, что нектарники обеих названных орхидей содержат свободный нектар. Он обрезывал также венчики у сорока цветков *O. morio*, оставляя нектарник, и цветки не приносили коробочек; этот случай показывает, что насекомые привлекались к цветкам венчиками. Шестнадцать цветков *Platanthera*, с которыми поступлено было так же, принесли только одну коробочку. Подобные же опыты, проделанные им над Gymnadenia, по моему мнению, несколько сомнительны.

** Bentham, «Handbook of the british flora», 1858, стр. 501.

зноя, после дождя и во все часы; я держал колосья в воде, исследовал их в полночь и рано утром на следующий день; я раздражал нектарники щетинкой, подвергал их действию раздражающих паров; я брал цветки, поллинии которых были недавно унесены насекомыми, причем в одном случае этот факт, независимо от обычных доказательств, подтверждался и тем, что я нашел внутри нектарника чужие пыльцевые зерна; я брал и другие цветки, которые, судя по их положению на колосе, скоро должны были потерять свои поллинии, но нектарник всегда был совершенно сух. После появления в свет первого издания этой книги однажды я увидел, что различные породы пчел прилетали неоднократно на цветки этой самой орхидеи, так что время, очевидно, было как нельзя более благоприятно для исследования их нектарников; но мне не удалось открыть под микроскопом даже малейшей капли нектара. То же оказалось и в нектарниках *Orchis maculata*, в то самое время, когда я неоднократно видел мух из рода Empis, погружавших и державших в них свои хоботки в течение довольно продолжительного времени. К тем же результатам привели такие же тщательные наблюдения и над *Orchis pyramidalis*: блестящие точки в нектарнике были безусловно сухи. Ввиду всего этого мы можем безошибочно заключить, что нектарники вышеупомянутых орхидей ни в Британии, ни в Германии никогда не содержат нектара.

При исследовании нектарников *Orchis morio* и *maculata*, а особенно *Orchis pyramidalis* и *hircina*, я был удивлен, до какой степени внутренняя и внешняя перепонки, образующие трубку или шпору, отделены одна от другой и насколько нежна внутренняя перепонка, которую очень легко проткнуть, и, наконец, как много жидкости содержится между двумя перепонками. Жидкость эта была так обильна, что, среза в концы нектарников *Orchis pyramidalis* и легонько придавливая их на стекле под микроскопом, я получал такие большие капли жидкости, вытекавшие из срезанных концов, что, как мне казалось, наконец-то я нашел нектарники, содержащие нектар; но, когда я, не производя ни малейшего надавливания, осторожно сделал разрез вдоль верхней поверхности других нектарников с тех же самых растений и посмотрел в них, — оказалось, что их внутренние поверхности были совершенно сухи.

Затем я исследовал нектарники *Gymnadenia conopsea* (это растение некоторые ботаники считают за настоящий Orchis) и *Habenaria bifolia*, которые всегда наполнены нектаром на одну или две трети длины. Внутренняя перепонка представляла такое же строение и была покрыта сосочками, как и у предыдущих видов; но при этом обнаруживалось и явственное различие в том отношении, что внутренняя и внешняя перепонки были тесно соединены, а не отделены до некоторой степени одна от другой и не наполнены жидкостью. Это побудило меня сделать заключение, что насекомые прободают неплотную внутреннюю перепонку нектарников упомянутых орхидей и высасывают обильную жидкость между двумя перепонками. Это была смелая гипотеза, ибо в то время не было известно ни одного случая, чтобы насекомые прободали своими нежными хоботками даже самую неплотную перепонку. Но я теперь слышал от м-ра Траймена, что на мысе Доброй Надежды ночные и дневные бабочки причиняют много вреда персикам и сливам, прокалывая их неповрежденную кожицу. В Квинслэнде, в Австралии, ночная бабочка *Ophideres fullonica* прокалывает толстую кожуру

апельсина своим удивительным хоботком, снабженным грозными зубцами.* Таким образом, ничто не мешает предположить, что Lepidoptera с своими нежными хоботками и пчелы, с хоботками более крепкими, могут легко проткнуть нежную внутреннюю оболочку нектарников вышеназванных орхидей. Д-р Г. Мюллер также убежден ** в том, что насекомые прокалывают утолщенные основания верхних лепестков (флагов) у Laburnum *** и, может быть, лепестки некоторых других цветков, чтобы добраться до содержащейся там жидкости.

Различные породы пчел, которые на моих глазах прилетали на цветки *Orchis morio*, держали некоторое время свои хоботки погруженными в сухие нектарники, и я ясно видел, что хоботок находился в постоянном движении. То же самое я заметил у Empis, посещавших *Orchis maculata*, и после того, открывая многие из нектарников, я иногда замечал маленькие темные пятнышки, происшедшие, как я полагаю, от уколов, сделанных перед тем названными мухами. Д-р Г. Мюллер, часто наблюдавший пчел за работою на различных видах Orchis, нектарники которых совсем не содержат свободного нектара, вполне согласен с моим взглядом.**** С другой стороны, Дельпино продолжает утверждать, что Шпренгель прав и что насекомые постоянно вводятся в заблуждение присутствием нектарников, хотя последние и не содержат нектара.***** Его уверенность основывается главным образом на утверждении Шпренгеля, что насекомые скоро убеждаются в бесполезности посещения нектарников этих орхидей, как это видно из того, что они опыляют только нижние и распустившиеся первыми цветы. Но это утверждение вполне противоречит моим вышеизложенным наблюдениям, из которых следует, что опыляются и очень многие из верхних цветков; например, на колосе *Orchis pyramidalis*, с пятьюдесятью или шестьюдесятью приблизительно цветками, по крайней мере, у сорока восьми поллинии были унесены. Тем не менее, узнав, что Дельпино продолжает держаться взгляда Шпренгеля, я выбрал во время неблагоприятной погоды в 1867 г. шесть старых колосьев *Orchis maculata* и разделил каждый пополам, чтобы посмотреть, действительно ли на нижней половине образуется гораздо больше коробочек, чем на верхней. И, конечно, оказалось, что это не всегда так; в некоторых колосьях не замечалось никакого различия между двумя половинами; в других оказалось больше коробочек в нижней, а в иных — в верхней половине. Один колос *Orchis pyramidalis*, исследованный

* Сын мой Фрэнсис описал и изобразил этот орган в «Q. Journal of Microscopical Science», т. XV, 1875, стр. 385.

** H. Müller, «Die Befruchtung» и т. д., стр. 235.

*** Тревиранус подтверждает (Treviranus, «Bot. Zeitung», 1863, стр. 10) сообщение Салисбэри, что когда нити в цветках другого бобового растения, Edwardsia, отпадают или осторожно отрезаются, то из срезов вытекает большое количество сладкой жидкости, и так как перед тем не было заметно никакого следа какой бы то ни было жидкости, то она, по замечанию Тревирануса, должна заключаться в клеточной ткани. Я могу прибавить еще один кажущийся сходным, но в действительности отличный факт, а именно присутствие нектара у различных односеменодольных растений, описанных Ад. Броньяром (Ad. Brogniart, «Bull. Soc. Bot. de France», т. I, 1854, стр. 75), между двумя перегородками (feuillets), подразделяющими завязь. Но нектар в этом случае проводится наружу по канальцу, и выделяющая поверхность в гомологическом отношении есть внешняя поверхность.

**** H. Müller, «Die Berfruchtung» и т. д., стр. 84.

***** Delpino, «Ult. osservazioni sulla dicogamia», 1875, стр. 121.

таким же точно способом, образовал в верхней половине число коробочек вдвое большее, чем в нижней. Принимая во внимание эти и ранее приведенные факты, я считаю невероятным, чтобы одно и то же насекомое продолжало перелетать с цветка на цветок у этих орхидей, хотя бы оно никогда не находило в них нектара. Насекомые, или по крайней мере пчелы, ни в каком случае не лишены интеллекта.[12] Они издали узнают цветки одного и того же вида и, насколько возможно долго, держатся их. Когда шмели прогрызают отверстия в венчиках, как это они часто делают, чтобы легче добраться до нектара, пчелы немедленно замечают то, что было сделано шмелями, и пользуются этими отверстиями. Когда цветки, имеющие больше чем один нектарник, посещаются многими пчелами, так что нектар в большинстве из них высосан, то пчелы, которые после прилетают на эти цветки, погружают свои хоботки только в один из нектарников, и если они находят, что он пуст, то немедленно летят на другой цветок. Можно ли верить тому, чтобы пчелы, обнаруживающие столь много сообразительности, стали упорно посещать цветок за цветком у вышеназванных орхидей и держать свои хоботки в нектарниках, не переставая двигать ими в течение некоторого времени в надежде извлечь нектар, которого там никогда не имеется? Это, как я уже сказал, кажется мне крайне невероятным.

Мы видели, как многочисленны и прекрасны приспособления для опыления орхидей. Мы знаем, насколько важно то, чтобы прилипшие к головке или хоботку насекомого поллинии прикреплялись симметрично и не падали вбок или назад. Мы знаем, что у описанных до сих пор видов липкое вещество диска твердеет в течение нескольких минут, подвергаясь действию воздуха, так что для растения очень важно, чтобы насекомые задерживались при высасывании нектара на время, достаточное для того, чтобы диск прилип в неподвижном положении. Ясно, что насекомые, которым приходится пробуравливать в нескольких местах внутреннюю перепонку нектарника и высасывать нектар из межклеточных пространств, по необходимости задерживаются; и нам становится, таким образом, понятно, почему нектарники названных выше видов Orchis не содержат свободного нектара, но выделяют его внутрь между двумя перепонками.

Следующее замечательное соотношение поразительным образом подтверждает этот взгляд. Я нашел свободный нектар внутри нектарников только пяти британских видов Ophreae, а именно у *Gymnadenia conopsea* и *albida*, у *Habenaria bifolia* и *chlorantha* и у *Peristylus* (или *Habenaria*) *viridis*. У первых четырех из этих видов липкие поверхности дисков их поллиниев обнажены, т. е. не заключены внутри кармашка, клювика, и липкое вещество, подвергаясь действию воздуха, не скоро твердеет, потому что в противном случае оно тотчас же стало бы бесполезным; а это показывает, что по своему химическому составу оно отличается от липкого вещества предыдущих видов Orchis. Но, чтобы удостовериться в этом факте, я вынимал поллинии из гнезд пыльника так, чтобы верхняя и нижняя поверхности липких дисков одинаково беспрепятственно могли подвергнуться действию воздуха; у *Gymnadenia conopsea* диск сохранял липкость в продолжение двух часов, а у *Habenaria chlorantha* более двадцати четырех часов. У *Peristylus viridis* липкий диск покрыт кармашкообразной перепонкой, но яна настолько мала, что ботаники просмотрели ее. Исследуя этот вид, я не придал значения точному определению количества времени,

в которое липкое вещество успевает затвердеть; но я привожу из моих заметок следующие написанные тогда слова: «диск, вынутый из своего маленького кармашка, некоторое время остается липким».

Теперь значение этих фактов ясно: так как липкое вещество дисков у этих последних пяти видов настолько клейко, что оно, не твердея, может прочно прикрепить поллинии к насекомым, которые прилетают на цветки, то нет никакой надобности в том, чтобы насекомые задерживались, пробуравливая в различных местах отверстия сквозь внутреннюю перепонку нектарников; у этих-то пяти видов, и именно только у них, мы и находим в изобилии нектар, сложенный в открытых нектарниках в виде готовых запасов для быстрого высасывания. С другой стороны, если липкое вещество быстро твердеет под влиянием воздуха, то для растения, очевидно, важно, чтобы насекомые задерживались при добывании нектара; и у всех таких видов нектар заключен внутри межклеточных пространств, так что его можно добыть, только пробуравив в нескольких местах внутреннюю перепонку, на что требуется время. Если это двоякое соотношение случайно, то для растений это счастливая случайность; но я не могу думать, чтобы это было так, и оно кажется мне одним из удивительнейших случаев приспособления, о которых когда-либо сообщалось.[13]

ГЛАВА II

OPHREAE

(*Продолжение*)

Ophrys muscifera и *O. aranifera.* — *Ophrys apifera*, повидимому, приноровленная к беспрерывному самоопылению, но с неожиданными приспособлениями для перекрестного опыления. — *Herminium monorchis,* прикрепление поллиниев к передним ножкам насекомых. — *Peristylus viridis*, опыление, косвенно совершающееся благодаря нектару, выделяемому из трех частей губы.—*Gymnadenia conopsea* и другие виды. — *Habenaria* или *Platanthera chlorantha* и *bifolia*, их поллинии, прилипающие к глазкам Lepidoptera.—Другие виды Habenaria.— Bonatea.— Disa.—Общее заключение о способности поллиниев к движению.

Род Ophrys отличается от Orchis главным образом тем, что имеет отдельные кармашкообразные клювики (rostella) * вместо двух, слитых воедино.

У *Ophrys muscifera* (или Офрис муховидной) главная особенность заключается в том, что каудикула поллиния (В рис. 5) имеет двойной изгиб. Почти круглый кусочек перепонки, к нижней стороне которого прикреплен комочек липкого вещества, имеет значительные размеры и образует вершину клювика. Таким образом, он свободно подвергается действию воздуха, не так, как у Orchis, где он лежит почти скрытым в основании пыльника, благодаря чему постоянно остается влажным. Тем не менее, когда поллиний уносится, каудикула изгибается книзу в течение приблизительно шести минут и, следовательно, с необычайною медленностью; при этом верхний конец остается еще согнутым. Прежде я думал, что он неспособен к какому-либо движению, но м-р Т. Г. Фаррер убедил меня в том, что я ошибался. Комочек липкой материи погружен в жидкость внутри кармашка, образуемого нижнею половиною клювика, и это необходимо, так как выставленное на воздух

* Говорить о двух клювиках — не совсем точно, но этой неточностью можно пренебречь ввиду ее удобства. Rostellum, строго говоря, единичный орган, образуемый видоизменением спинного рыльца и пестика, так что у Ophrys два кармашка. два липких диска и пространство между ними — все вместе и образуют настоящий rostellum. Далее, я говорил о кармашкообразном органе Orchis, как о клювике, но, строго говоря, rostellum заключает в себе и маленький гребень или складку перепонки (см. В на рис. 1), выступающую между основаниями гнезд пыльника. Этот складчатый гребень (иногда превращающийся в прочную пластину) соответствует гладкой поверхности, лежащей между двумя кармашками у Ophrys, которая у Orchis образовала выступ и складку потому, что два кармашка придвинулись друг к другу и слились воедино. Это видоизменение будет объяснено подробнее в следующей главе.

липкое вещество быстро твердеет. Кармашек не обладает эластичностью и, после удаления поллиния, не поднимается. Такая эластичность была бы бесполезна, так как для каждого липкого диска имеется отдельный кармашек; между тем как у Orchis, после удаления одного из поллиниев, другой должен оставаться прикрытым и готовым к действию. Природа, как видно из этого, поступала настолько экономно, что скупилась даже на излишнюю эластичность.

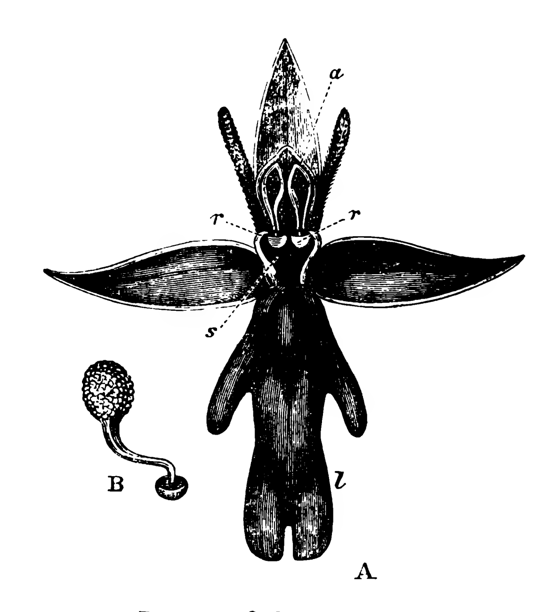


Рис. 5. *Ophrys muscifera.*

a — пыльник; *r, r* — клювики, *s* — рыльце, *l* — губа.

А — вид цветка спереди; два верхние лепестка почти цилиндрические и волосистые; два клювика расположены немного впереди оснований гнезд пыльников, но этого не видно вследствие того, что рисунок укорочен;

В — один из двух поллиниев, удаленный из гнезда пыльника и рассматриваемый сбоку.

Поллинии, как я часто убеждался на опыте, не могут быть вытряхнуты из гнезд пыльника. Что некоторые виды насекомых летают на эти цветки, хотя и не часто, и уносят поллинии, это несомненно, как мы сейчас увидим. Мне дважды случалось находить обильное количество пыльцы на рыльцах цветков, в которых оба поллиния находились еще в своих гнездах; без сомнения, это можно было наблюдать и гораздо чаще. Удлиненная губа (венчика) представляет собою хорошую посадочную площадку для насекомых; при ее основании прямо под рыльцем находится довольно глубокая впадина, соответствующая нектарнику у Orchis, но мне никогда не удавалось видеть в ней ни следа нектара; и никогда не случалось мне, сколько я ни смотрел, заметить, чтобы какие-нибудь насекомые приближались к этим незаметным и непахучим цветкам. Однако по ту и по другую сторону основания губы находится небольшой блестящий выступ, имеющий почти металлический блеск и представляющий любопытное сходство с каплею жидкости или нектара, и так как эти цветки только случайно посещаются насекомыми,

то взгляд Шпренгеля на существование ложных нектарников в этом случае гораздо более правдоподобен, чем в каком-либо другом, известном мне. Несколько раз мне случалось замечать на этих выступах маленькие уколы, но я не могу решить, произведены ли они насекомыми или же поверхностные клеточки разорвались сами собою. Подобные блестящие выступы замечаются на губах (венчика) всех других видов Ophrys. Оба клювика стоят отдельно неподалеку один от другого и выступают над рыльцем; и если каким-либо предметом тихонько надавить на один из них, кармашек опускается, и липкий комочек вместе с поллинием прилипает к предмету и легко удаляется вместе с ним.

После появления второго издания этой книги в 1877 году, Герман Мюллер сделал интересное наблюдение, * что губа (венчика) *Ophrys muscifera* иногда бывает покрыта каплями выделяющейся жидкости, и однажды он действительно видел муху (Sarcophaga, sp.), сидевшую на губе и поглощавшую капли жидкости. Муха улетела, не унеся поллиниев, но если бы он не помешал ей, то, по всей вероятности, она продвинулась бы дальше и исследовала бы ложный нектарник Шпренгеля, причем пришла бы в соприкосновение с липким диском пыльцевых масс и таким образом была бы в состоянии произвести опыление следующего цветка, который она посетила бы.

Следующие случаи показывают, что насекомые посещают цветки *Ophrys muscifera* и уносят поллинии, хотя без надлежащего успеха и не в достаточном количестве. В продолжение нескольких лет до 1858 г. я иногда наблюдал некоторые цветки и нашел, что только у тринадцати из 102 были унесены один или оба поллиния. Хотя я тогда и упомянул в своих заметках, что большая часть цветков несколько завяла, но теперь мне думается, что, должно быть, сюда были включены мною многие молодые цветки, которые могли быть потом посещены насекомыми; поэтому я предпочитаю доверять следующим наблюдениям.

	Число цветков	
	оба поллиния или один унесен насекомыми	оба поллиния на своих местах
В 1858 году исследовано было 17 растений с 57 цветками, росших близко одно от другого	30	27
В 1858 году 25 растений, росших в другом месте, с 65 цветками	15	50
В 1860 году 17 растений с 61 цветком	28	33
В 1861 году 4 растения из Южн. Кента с 24 цветками (все упомянутые выше экземпляры выросли в Сев. Кенте)	15	9
Итого	88	119

* H. Müller, «Nature», 1878, стр. 221, Jan. 27. [Очевидно, это замечание сделано Дарвином в одной из последних допечаток тиража второго издания. — *Ред.*].

Мы видим, что из 207 цветков, подвергшихся исследованиям, менее половины посещено насекомыми. Из восьмидесяти восьми посещенных цветков у тридцати одного унесено было только по одному поллинию. Так как посещения насекомых необходимы для опыления этой орхидеи, то удивительно (как в случае с *Orchis fusca*), что эти цветки не стали более привлекательными для насекомых. Число семенных коробочек относительно даже меньше, чем число цветков, посещенных насекомыми. 1861 год был чрезвычайно благоприятен для этого вида в названной части Кента, и никогда я не видел такого количества цветущих экземпляров. Руководствуясь этим, я заметил одиннадцать растений, на которых было сорок девять цветков, но они произвели только семь коробочек. На двух из этих растений было по две коробочки, на трех — по одной, так что по крайней мере шесть растений не произвели ни одной коробочки! Какое же заключение можно вывести из этих фактов? Может быть, условия жизни неблагоприятны для этого вида, хотя в продолжение упомянутого года вид в некоторых местах был настолько многочисленным, что его можно было назвать совершенно обыкновенным? Могло ли бы это растение дать питание большему количеству семян, и было ли бы для него сколько-нибудь выгодно произвести больше семян? Зачем производит оно так много цветов, если приносимых им семян и без того достаточно? Повидимому, есть что-то ненормальное в его механизме и в условиях его существования. Сейчас мы увидим, какой удивительный контраст этому растению представляет *Ophrys apifera*, или Офрис пчеловидная, у которой каждый цветок производит семенную коробочку.

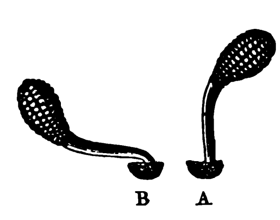


Рис. 6. *Ophrys aranifera*.
A —поллиний, еще не опустившийся;
B — поллиний опустившийся.

Ophrys aranifera (Офрис пауковидная).— Я очень обязан м-ру Оксендену, снабдившему меня несколькими колосьями этого редкого вида. В то время, как его поллинии остаются еще заключенными в своих гнездах, нижняя часть каудикулы торчит прямо вверх из липкого диска и, таким образом, имеет форму, совершенно отличающуюся от соответствующей части каудикулы у *Ophrys muscifera*; но верхняя часть (A, рис. 6) немного наклонена вперед, т. е. по направлению к губе.

Точка прикрепления каудикулы к диску скрыта в основаниях гнезд пыльников и таким образом сохраняет влажность; следовательно, как только поллинии выставляются на воздух, происходит обычное опускание книзу, и они описывают угол около девяноста градусов. Благодаря этому движению (предположим, что поллинии находятся на головке насекомого) они приобретают как раз такое положение, в котором они коснутся поверхности рыльца, расположенной, по отношению к кармашкообразному клювику, значительно ниже в этом цветке, чем у *Ophrys muscifera*.

Я исследовал четырнадцать цветков *Ophrys aranifera*, из которых некоторые отчасти были увядшими; но ни у одного не были унесены оба поллиния, и только у трех — был удален один поллиний. Таким образом, этот вид, подобно *Ophrys muscifera*, очень мало посещается насекомыми в Англии. В различных частях Италии он посещается еще

меньше, так как Дельпино утверждает, * что в Лигурии из трех тысяч цветков едва один приносит коробочку, хотя близ Флоренции коробочек образуется несколько больше. Губа совсем не выделяет нектара. Однако цветки иногда, должно быть, посещаются и опыляются насекомыми, ибо Дельпино нашел ** пыльцевые массы на рыльцах некоторых цветков, у которых оба поллиния уцелели.

Гнезда пыльника замечательно широко раскрыты, так что у растений, присланных мне в числе нескольких экземпляров в ящике, две пары поллиниев выпали и своими липкими дисками прилипли к лепесткам. Здесь мы имеем пример первого появления незначительной особенности в строении, которая не приносит ни малейшей пользы своему обладателю, но, развившись немного более, оказывается в высшей степени полезной у близко родственного вида; ибо раскрытое состояние гнезд пыльника, бесполезное для *Ophrys aranifera*, в высшей степени важно, как мы потом увидим, для *Ophrys apifera*. Согнутость верхнего конца каудикулы поллиния важна для *Ophrys aranifera* и *O. muscifera*, так как помогает пыльцевым массам, приносимым насекомыми на другой цветок, коснуться рыльца; но вследствие увеличения этого изгиба и благодаря большей гибкости поллинии у *Ophrys apifera* становятся приспособленными для совершенно иной цели — самоопыления.

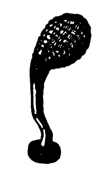


Рис. 7. Поллиний *Ophrys arachnites*.

Ophrys arachnites.— Эта форма, которая в числе нескольких живых экземпляров была прислана мне м-ром Оксенденом, некоторыми ботаниками считается только разновидностью *Ophrys apifera*, а другими принимается за отдельный вид. Гнезда пыльника находятся не так высоко над рыльцем и не нависают так над ним, как у *Ophrys apifera*, и пыльцевые массы более продолговаты. Каудикула на одну треть или даже вполовину короче, чем у *Ophrys apifera*, и гораздо менее гибка; верхняя часть в естественном положении наклонена вперед, нижняя часть обычным образом опускается книзу, когда поллинии бывают удалены из своих гнезд. Пыльцевые массы сами собою никогда не выпадают из своих гнезд. Это растение, таким образом, значительно отличается от *O. apifera* и, повидимому, гораздо ближе к *O. aranifera*.

Ophrys scolopax Каванильеса.— Эта форма растет в северной Италии и южной Франции. М-р Моггридж говорит,*** что в Ментоне она не обнаруживает никакой склонности к самоопылению, тогда как в Каннах пыльцевые массы естественным образом выпадают из своих гнезд и попадают на рыльце. Он прибавляет: «Такое существенное различие происходит вследствие очень легкого изгиба гнезд пыльников, которые у самоопыляющихся цветков продолжаются в клювик различной длины».

Ophrys apifera значительно отличается от огромного большинства орхидей тем, что отлично приспособлена к самоопылению. Два кармашкообразных клювика, липкие диски и положение рыльца приблизительно таковы же, как и у других видов Ophrys; но расстояние между двумя

* Delpino, «Ult. osservazioni sulla dicogamia» и т. д., ч. 1, 1868—69, стр. 177.

** Delpino, «Fecondazione nelle Plante Antocarpe», 1867, стр. 20.

*** Moggridge, «Journ. Linn. Soc.», т. VIII, 1865, стр. 258.

кармашками клювика и форма пыльцевых масс несколько иные.* Каудикулы поллиниев удивительно длинны, тонки и гибки, тогда как у всех других, виденных мною, Ophreae они настолько мало гибки, что держатся прямо. Они по необходимости наклонены вперед своими верхними концами, вследствие формы гнезд пыльников, и грушевидные пыльцевые массы лежат внутри этих последних высоко и прямо над рыльцем. Гнезда пыльника сами собою раскрываются тотчас же после

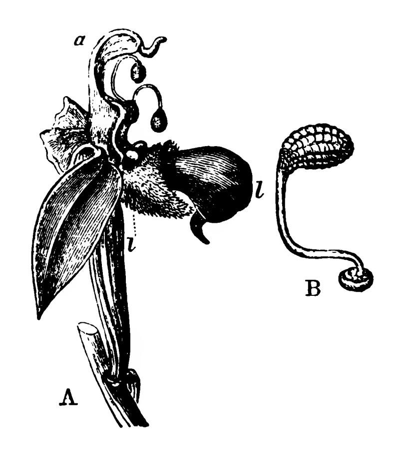


Рис. 8. *Ophrys apifera*, или пчеловидная офрис.

a — пыльник; *l*, *l* — губа (labellum)

А — вид цветка сбоку. Два верхних лепестка и верхний чашелистик удалены. Один из поллиниев, диск которого находится еще в кармашке клювика, представлен как раз в такой момент, когда он выпадает из гнезда пыльника, а другой — когда он почти целиком выпал и находится против скрытой рыльцевой поверхности.

В — поллиний в том положении, в котором он заложен в цветке.

полного распускания цветка, и тогда толстые концы пыльцевых масс выпадают, а липкие кружочки остаются в своих кармашках. Как ни мал вес пыльцевых масс, однако каудикулы настолько тонки и скоро становятся настолько гибкими, что в течение нескольких часов они опускаются, пока не повиснут (нижний пыльцевой комочек на рис. 8, А) как раз напротив и спереди рыльцевой поверхности. При таком положении легко изгибающихся и эластических каудикул они приводятся в колебание движением воздуха, действующего на распустившиеся лепестки, и пыльцевые массы почти немедленно касаются липкого рыльца, и оставаясь на нем, производят опыление. Чтобы убедиться в том, что здесь не требуется посторонней помощи (хотя в этом опыте и не представлялось надобности), я покрыл одно растение сеткой, так что оно было доступно влиянию ветра, но насекомые не могли пробраться к нему, и через несколько дней поллинии прилипли к рыльцам. Напротив, в колосе, который был поставлен в воду в комнате, где воздух

* Однажды я нашел цветок на вершине колоса, с совершенно и симметрически сросшимися, как в роде Orchis, клювиками и с двумя липкими дисками, тоже сросшимися, как у *Orchis pyramidalis* или *hircina*.

находился в покое, поллинии остались неприлипшими и висели перед рыльцем, пока цветки не завяли.

Роберт Броун первый заметил, что строение *Ophrys apifera* приспособлено к самоопылению. * Когда мы обратим внимание на необычную и прекрасно приноровленную для этой цели длину, а также на замечательную гибкость каудикул; когда мы заметим, что гнезда пыльника сами собой разрываются и пыльцевые массы вследствие собственной тяжести медленно опускаются как раз до уровня рыльцевой поверхности и начинают колебаться от малейшего дуновения ветра, пока не коснутся рыльца,— то мы не усомнимся в том, что все эти особенности устройства и отправлений, не встречающиеся у других британских орхидей, специально приспособлены для самоопыления.

В результате получается то, что можно было предполагать заранее. Я часто замечал, что колосья *Ophrys apifera*, очевидно, производят столько же семенных коробочек, сколько цветков. Близ Торкея я тщательно исследовал много дюжин экземпляров, вскоре после периода цветения; и на каждом я нашел от одной до четырех, а иногда и пять отличных коробочек, т. е. столько же, сколько было и цветков. Крайне редко, за исключением немногих уродливостей, обыкновенно попадавшихся на вершине колоса, можно было встретить цветок, не произведший коробочки. Должно обратить внимание на контраст, представляемый этим видом, сравнительно с *Ophrys muscifera*, которому для опыления требуется помощь насекомых и у которого сорок девять цветков произвели только семь коробочек.

После того, что мне пришлось наблюдать у других орхидей, я так был удивлен самоопылением этого вида, что в течение многих лет сам исследовал и других просил исследовать состояние пыльцевых масс во многих сотнях цветков, собранных в различных частях Англии. Подмеченные при этом частности не заслуживают подробного описания; но в качестве примера можно указать на наблюдения м-ра Фаррера, который нашел в Серрее, что из 106 цветков ни один не потерял обоих поллиниев и только три потеряли по одному. На острове Уайт м-р Мор исследовал 136 цветков, и из них необыкновенно большое число утратило свои пыльцевые массы, а именно: десять потеряли оба поллиния и четырнадцать по одному. Но при этом он нашел, что в одиннадцати случаях каудикулы были, очевидно, перегрызены улитками, так как диски попрежнему оставались в своих кармашках; таким образом, поллинии не были унесены насекомыми. И в немногих случаях, когда я находил поллинии унесенными, на лепестках заметны были следы слизи от улиток. При этом не должно забывать, что толчок проходящего мимо животного или, может быть, сильные порывы ветра тоже могут иногда повести к утрате одного или обоих поллиниев.

В продолжение многих лет пыльцевые массы многих сотен цветков, подвергшихся исследованию, за редчайшими исключениями, оказывались прилипшими к рыльцу, в то время как диски продолжали оставаться в кармашках. Но в 1868 году, вследствие какой-то причины,— в чем она заключалась, я не могу догадаться,— из 116 цветков, собранных в двух местностях Кента, семьдесят пять сохранили оба поллиния

* R. Brown, «Transact. Linn. Soc.», т. XVI, стр. 740. Броун ошибочно полагал, что эта особенность свойственна всему роду. Что касается до четырех британских видов, то эта особенность присуща только одному *Ophrys apifera*.

в своих гнездах; десять имели по одному поллинию, и только у тридцати одного оба поллиния оказались прилипшими к рыльцу.

Несмотря на долгие и частые наблюдения над экземплярами *Ophrys apifera*, я ни разу не видел, чтобы насекомые посетили хоть одно из них. * Роберт Броун вообразил, что сходство цветков этого растения с пчелами имеет целью предотвратить посещение этих последних, но это представляется крайне невероятным. Цветки с своими розовыми чашелистиками не имеют сходства ни с одною породою британских пчел, и очень правдоподобно слышанное мною соображение, что свое название растение получило просто от мохнатой губы, несколько напоминающей брюшко шмеля. Мы знаем, как причудливы многие из названий: один вид называется орхисом-ящерицей, другой — орхисом-лягушкой. Сходство *O. muscifera* с мухою гораздо значительнее, чем *O. apifera* с пчелою; и, однако, опыление первых из названных орхидей безусловно зависит от насекомых и совершается при помощи их.[14]

Все вышеизложенные наблюдения касаются Англии, но м-р Моггридж произвел таковые же над *Ophrys apifera* в северной Италии и южной Франции, Тревиранус ** в Германии и д-р Гукер в Марокко. Таким образом,— принимая во внимание, во-первых, то, что поллинии сами собою падают на рыльце, во-вторых, соответствующее этой цели строение всех частей и, в-третьих, то, что все цветки производят семенные коробочки,— можно заключить, что это растение специально приспособлено к самоопылению. Но в данном случае есть и другая сторона.

Если надавить каким-либо предметом на один из карманов клювика, его губа опускается и большой липкий диск крепко прилипает к предмету; если затем вынуть его, то вынимается вместе с ним и поллиний, хотя, может быть, и не так быстро, как у других видов Ophrys. Даже после того, как пыльцевые комочки сами собою выпали из своих гнезд на рыльце, они еще могут быть удалены таким способом. Как скоро диск извлечен из кармашка, поллиний начинает наклоняться вниз и вследствие этого,— если он прикреплен к передней части головки насекомого — принимает надлежащее положение, в котором он может коснуться рыльца. Когда пыльцевая масса помещается на рыльце, а потом снова отрывается от него, то эластические нити, при помощи которых соединяются пакетики, разрываются, и несколько этих последних остается на липкой поверхности. У всех других орхидей нельзя ошибиться в значении различных приспособлений, а именно: движения книзу губы клювика при легком надавливании, липкости диска, наклонения каудикулы, как только диск попадает на воздух, разрыва эластических нитей и внешнего вида цветка, сразу бросающегося в глаза. Должно ли думать, что эти приспособления для перекрестного опыления совершенно бесцельны у *Ophrys apifera*, каковыми, конечно, и следует их признать, если этот вид всегда самоопыляется и будет самоопыляться? Очень возможно, однако, что насекомые (хотя прилет

* М-р Джерард Е. Смит (Gerard E. Smith, «Catalogue of plants of S. Kent», 1829, стр. 25) говорит: «М-р Прайс часто был очевидцем нападений одной пчелы на Ophrys пчеловидную, напоминающих нападения надоедливой *Apis muscorum*». Не могу понять значения этой фразы.

** Treviranus, «Bot. Zeitung», 1863, стр. 241. Этот ботаник сначала усомнился в моих наблюдениях над *Ophrys apifera* и *aranifera*, но потом вполне подтвердил их.

их на цветки этого растения и не наблюдался) изредка переносят поллинии с одного растения на другое в такие годы, как 1868, когда не все поллинии выпали из гнезд пыльников, чтобы коснуться рылец. В общем, случай этот необыкновенно запутанный, ибо в одном и том же цветке мы имеем усовершенствованные приспособления для прямо противоположных целей.

Что перекрестное опыление благотворно для большинства орхидей, можно заключить из многочисленных направленных к указанной цели особенностей строения, представляемых этими растениями; в другой книге я показал относительно многих других групп растений, * что выгоды, извлекаемые из него, крайне важны. С другой стороны, самоопыление представляет очевидную выгоду, в той мере, в какой оно обеспечивает достаточный запас семян, и мы заметили у других британских видов Ophrys, которые неспособны к самоопылению, что из цветков лишь очень немногие производят семенные коробочки. Поэтому, судя по строению цветков *Ophrys apifera*, представляется почти несомненным, что когда-то они были приспособлены к перекрестному опылению, но так как оказались не в состоянии производить достаточное количество семян, то они слегка видоизменились и сделались способными к самоопылению.[15] Однако, с этой точки зрения, замечательно то, что ни одна из относящихся сюда частей не обнаруживает наклонности к исчезновению, что в различных и удаленных одна от другой странах, где попадается это растение, цветы попрежнему бросаются в глаза, диски остаются липкими и каудикулы сохраняют способность к движению при соприкосновении дисков с наружным воздухом. Однако имеющие металлический блеск точки при основании губы меньше, чем у других видов; и если они имеют целью привлечение насекомых, то это различие имеет некоторое значение. Так как едва ли можно сомневаться в том, что устройство *Ophrys apifera* первоначально было приспособлено к правильному перекрестному опылению, то можно задать вопрос: вернется ли она когда-нибудь к своему первоначальному состоянию и если не вернется, то не вымрет ли она? На эти вопросы нельзя дать ответа, — как нельзя его дать относительно растений, которые теперь размножаются исключительно при помощи почек, отпрысков и т. п., но которые производят цветки, совсем не приносящие или редко приносящие семена; есть основание думать, что бесполое размножение имеет близкую аналогию с долго продолжающимся самоопылением.

Наконец, м-р Моггридж доказал, что в сев. Италии *Ophrys apifera*, *aranifera*, *arachnites* и *scolopax* связаны между собою столь многими и непрерывными промежуточными звеньями, ** что все они составляют как бы один вид, согласно мнению Линнея, который соединил их вместе под именем *Ophrys insectifera*. Далее м-р Моггридж указывает на то, что в Италии сперва цветет *Ophrys aranifera*, после всех *Ophrys apifera*, а в промежуточные периоды — промежуточные виды; и, по словам Оксендена, то же самое до известной степени повторяется и в Кенте. Три формы, которые растут в Англии, повидимому, не переходят одна

* «The effects of cross- and self-fertilisation in the vegetable kingdom», 1876. [См. в этом томе настоящего издания.]

** Эти формы были иллюстрированы прекрасными цветными рисунками в «Flora of Mentone», табл. 43—45 и в работе Moggridge в «Verhandlungen der Kaiserl. Leop. Car. Akad. (Nov. Act.)», том XXXV, 1869.

в другую, как в Италии, и м-р Оксенден, внимательно следивший за этими растениями в их естественных местонахождениях, уверял меня, что *Ophrys aranifera* и *apifera* всегда растут в разных местах. Таким образом, этот случай представляет интерес в том отношении, что мы имеем дело с формами, которые можно признавать и обыкновенно признавали за настоящие виды, но которые в северной Италии еще не вполне обособились. Случай этот тем интереснее, что промежуточные формы едва ли обязаны существованием скрещиванию *Ophrys aranifera* с *apifera*, так как последний вид регулярно самоопыляется и, повидимому, никогда не посещается насекомыми. Будем ли мы признавать различные формы Ophrys за близко-родственные виды или просто за разновидности одного и того же вида, во всяком случае замечательно то, что они различаются таким важным в физиологическом отношении признаком, как тот, что у одних цветки явно приспособлены к самоопылению, а у других — строго приноровлены к перекрестному опылению, оставаясь совершенно бесплодными, если насекомые не посещают их.

Herminium monorchis. — Обыкновенно говорят, что эта орхидея, редко встречающаяся в Британии, имеет обнаженные железки или диски, но это не совсем точно. Диск ее необычной величины, почти равный массе пылинок: он неправильно треугольный, с одною выпуклою стороною, и немного походит по внешнему виду на измятый шлем; он состоит из твердой ткани, с полым и липким основанием, которое покоится на узкой полоске перепонки и прикрыто ею; эта последняя легко сдвигается с своего места и соответствует кармашку у Orchis. Вся верхняя часть шлема соответствует маленькому овальному кусочку перепонки, к которому прикрепляется каудикула у Orchis и который у Ophrys крупнее и выпуклее. Если дотронуться до нижней части шлема каким-нибудь заостренным предметом, то конец его легко входит в полое основание и так крепко задерживается липким веществом, что весь шлем кажется приспособленным к тому, чтобы прилипать ко всякой выдающейся части на тельце насекомого. Каудикула короткая и очень эластичная; она прикреплена не к верхушке шлема, а к заднему его концу; если бы она была прикреплена к верхушке, точка прикрепления свободно выставлялась бы на воздух и не сохранялась бы влажною, и, следовательно, поллиний, вынутый из гнезда, не наклонялся бы быстро.

Это движение очень заметно и, благодаря ему, конец пыльцевой массы принимает положение, в котором он может коснуться рыльца. Оба липких диска расположены далеко один от другого. Имеются две поперечные рыльцевые поверхности, посредине сходящиеся своими острыми концами; но широкая часть каждой из них лежит прямо под соответствующим диском. Губа (венчика) замечательна тем, что по форме она мало отличается от двух верхних лепестков, а также и тем, что она не всегда занимает одинаковое положение по отношению к оси растения, смотря по тому, больше или меньше закручена завязь. Такое положение губы понятно, потому что, как мы увидим, она не служит посадочной площадкой для насекомых. Она загнута кверху и вместе с двумя другими лепестками придает всему цветку до некоторой степени трубчатый вид. При ее основании находится такое значительное углубление, что оно почти заслуживает название нектарника; но никакого нектара я там не заметил и думаю, что он находится в межклеточных пространствах. Цветки очень малы и неприметны, но издают сильный

медовый запах. Они, повидимому, в высшей степени привлекательны для насекомых; в колосе, на котором было только семь недавно распустившихся цветков, у четырех были унесены оба поллиния и у одного один поллиний.

Когда появилось первое издание этой книги, я не знал, как опыляются эти цветки, но сын мой Джордж проследил весь процесс, который крайне любопытен и отличается от подобных же процессов у всех других известных мне орхидей. Он видел различных маленьких насекомых, проникавших в цветки, и принес домой не менее двадцати семи экземпляров с прилипшими к ним поллиниями (обыкновенно с одним только, но иногда с двумя). Среди этих насекомых были маленькие Hymenoptera (из которых чаще всего попадался *Tetrastichus diapfantus*), Diptera и Coleoptera; представителем последних был *Malthodes brevicollis*. Повидимому, эти насекомые должны были удовлетворить одному непременному условию, а именно — обладать очень малыми размерами, так как крупнейшее имело в длину $^1/_{20}$ дюйма. Поллинии всегда прилипали к одному и тому же месту, именно — к внешней поверхности бедра одной из задних ножек, и обыкновенно к выступу, образуемому сочленением бедра с ляжкой [coxa]. Причина такого особенного способа прикрепления достаточно ясна: средняя часть губы находится так близко к пыльнику и рыльцу, что насекомые всегда проникают в цветок с угла, между краем губы и одним из верхних лепестков; при этом они почти всегда проникают туда, обратив свои спинки, прямо или косвенно, к губе венчика. Сын мой видел, что многие из них вначале пытались проникнуть в цветки в ином положении, но потом они выползали и переменяли положение. Сидя в одном из углов цветка, с обращенными к губе спинками, они погружают свои головки и передние ножки в короткий нектарник, расположенный между двумя, далеко отстоящими один от другого, липкими дисками. Я убедился в том, что они занимали указанное положение, найдя трех мертвых насекомых, крепко прилипших к дискам. В то время как насекомое высасывает нектар, что продолжается две или три минуты, выдающийся сустав бедра находится под большим шлемообразным липким диском на той и другой стороне; когда насекомое удаляется, диск как раз касается выдающегося сустава или поверхности бедра и прилипает к ним. Потом происходит опускание каудикулы, и тогда масса пыльцевых зерен выступает как раз впереди голени (tibia), так что насекомое, проникая в другой цветок, почти по необходимости должно опылить рыльце, которое расположено прямо над диском с той и другой стороны.

Peristylus viridis. — Это растение, носящее странное название лягушачьей орхидеи, многими ботаниками причисляется к роду Habenaria или Platanthera; но так как диски у него не обнажены, то сомнительно, чтобы эта классификация была правильна. [16] Клювики малы и далеко отстоят один от другого. Липкое вещество на нижней стороне диска образует овальный комочек, который лежит внутри маленького кармашка. Верхняя перепонка, к которой прикреплена каудикула, сравнительно с целым диском — значительной величины и свободно соприкасается с наружным воздухом. Поэтому-то, по всей вероятности, поллинии, извлеченные из своих чехлов, и не наклоняются, пока, как это заметил м-р Т. Г. Фаррер, не пройдет двадцати-тридцати минут. Ввиду такого длинного промежутка, я прежде думал, что они совсем

не наклоняются книзу. Предположим, что поллиний прилип к головке насекомого и наклонился, — в таком случае он станет под надлежащим углом, вертикально, так что толкнется в рыльце. Но ввиду бокового положения гнезд пыльника, несмотря на то, что они несколько сближаются к своим верхним концам, с первого взгляда трудно понять, каким образом поллинии, унесенные насекомыми, попадают потом на рыльце; ибо последнее обладает малыми размерами и расположено посредине цветка между двумя далеко отстоящими один от другого клювиками.

Объясняется это, как я полагаю, следующим образом. Основание продолговатой губы венчика образует довольно значительное углубление перед рыльцем, и в этом углублении, но несколько впереди рыльца, маленькое щелевидное устье (*n*) ведет в короткий двулопастный нектарник. Поэтому насекомое, чтобы высосать нектар, которым наполнен нектарник, должно наклонить свою головку перед рыльцем. Посредине губы тянется гребень, который, вероятно, заставляет насекомое сперва сесть на ту или на другую сторону; но, очевидно, для того, чтоб наверное добиться этого результата, кроме настоящего нектарника имеются два мешочка (*n'*, *n'* на рис. 9) на той и другой стороне при основании губы, прямо под обоими кармашками, выделяющие капли нектара и окаймленные выдающимися вверх краями. Теперь предположим, что насекомое село на одну сторону губы, чтобы сперва высосать выступившую на этой стороне каплю нектара; вследствие положения кармашка как раз над каплей, находящийся на этой стороне поллиний, почти наверное, прилипнет к головке насекомого. Если оно теперь направится к устью настоящего нектарника, прилипший к его головке поллиний, не успев еще наклониться, не коснется рыльца, так что не может произойти самоопыления. Потом насекомое, вероятно, высосет каплю нектара, находящуюся снаружи на другой стороне губы, и, может быть, прилепит к своей головке и другой поллиний; таким образом, если насекомому придется посетить три нектарника, это значительно задержит его на цветке. Потом оно посетит и другие цветки на том же самом растении, а затем цветки на другом растении; и тем временем, но не раньше, поллинии успеют наклониться и станут в надлежащее положение, делающее возможным перекрестное опыление. Таким образом, повидимому, и выделение нектара в трех отдельных пунктах губы, и большое расстояние между двумя клювиками, и медленное движение каудикулы сверху вниз, не сопровождающееся никаким боковым движением, — все это направлено к одной и той же цели — перекрестному опылению.

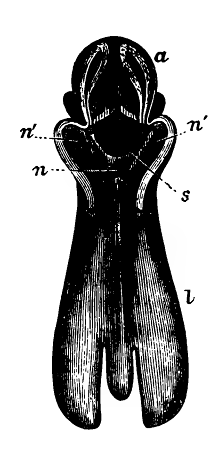


Рис. 9. *Peristylus viridis*. Вид цветка спереди.
a — пыльник, *s* — рыльце, *n* — отверстие центрального нектарника, *n'*, *n'* — боковые нектарники, *l* — губа цветка (labellum).

В какой мере эта орхидея посещается насекомыми и какими именно породами, я не знаю, но многие из цветков на двух колосьях, присланных мне Б. С. Молденом, потеряли по одному поллинию, а на одном цветке были унесены оба.

Теперь мы переходим к двум родам, именно Gymnadenia и Habenaria, или Platanthera, заключающим в себе четыре британских вида с неприкрытыми липкими дисками. Липкое вещество, как было замечено раньше, у этих видов несколько иного свойства, чем у Orchis, Ophrys и др., и не твердеет так быстро. Их нектарники наполнены свободным нектаром. В отношении открытого состояния дисков, последний из описанных видов, т. е. *Peristylus viridis*, занимает почти промежуточное положение. Четыре следующие вида составляют сильно разрозненный ряд. У *Gymnadenia conopsea* липкие диски узки и очень удлинены и расположены близко один к другому; у *G. albida* они менее удлинены, но тоже сближены; у *Habenaria bifolia* они овальны и расположены далеко один от другого; и, наконец, у *H. chlorantha* они круглы и гораздо больше удалены один от другого.

Gymnadenia conopsea.— По общему виду это растение имеет довольно близкое сходство с настоящими Orchis'ами. Поллинии отличаются тем,что их диски обнажены и имеют форму узкой полоски, такой же длины, как и каудикулы (рис. 10).

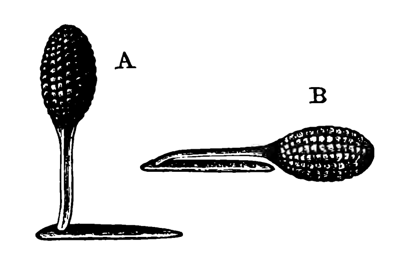


Рис. 10. *Gymnadenia conopsea*. A—поллиний, еще не опустившийся; B — поллиний, уже опустившийся, но еще не обхвативший диска.

Когда поллинии попадают на воздух, каудикула наклоняется в течение тридцати-шестидесяти секунд, и так как задняя поверхность каудикулы слегка желобчатая, то она плотно охватывает верхнюю перепончатую поверхность диска. Механизм этого движения будет описан в последней главе. Эластические нити, при помощи которых соединены пакетики пыльцы, чрезвычайно непрочны, как и у двух следующих видов *Habenaria*. Состояние экземпляров, хранившихся в спирту, хорошо доказывает это. Эта непрочность, очевидно, стоит в связи с тем, что липкое вещество дисков не твердеет и не сохнет, как у Orchis, так что бабочка, с прилипшим к ее хоботку поллинием, будет иметь возможность посетить многие цветки, причем поллиний не будет целиком оторван от него первым же рыльцем, которого он коснется. Два диска, имеющие форму полосок, лежат один подле другого и образуют сводчатую кровлю над входом в нектарник. Они не защищены, как у Orchis, нижнею губою или кармашком, так что строение клювика проще. Когда нам придется говорить о гомологиях клювика, мы увидим, что это различие зависит от маленького изменения, а именно от того, что у данного вида нижние и наружные клеточки клювика разжижаются, превращаясь в липкое вещество, между тем как у Orchis внешняя поверхность сохраняет свое прежнее клетчатое или перепончатое строение.

Так как два липких диска образуют кровлю над устьем нектарника и, таким образом, перемещены ниже и ближе к губе, то два рыльца,— вместо того, чтобы быть срощенными воедино и находиться под клювиком, как у большинства Orchis,— здесь боковые и отделены друг от друга. Эти рыльца представляют собою выдающиеся, почти роговидные отростки по обеим сторонам нектарника. Что эти поверхности действительно рыльцевые, я удостоверился, найдя, что они глубоко пронизаны множеством пыльцевых трубочек. Здесь также можно

проделать изящный опыт, подобный тому, который был описан для *Orchis pyramidalis*, просовывая тоненькую щетинку прямо в узкое устье нектарника и наблюдая, с каким неизменным успехом узкие удлиненные липкие диски, образующие кровлю, прилипают к щетинке. Когда мы вытащим щетинку, то вытаскиваются и прилипшие к ее верхней стороне поллинии; и так как диски представляют собою бока сводчатой кровли, то они и прилипнут несколько сбоку, по обеим сторонам щетинки. Потом они быстро принимают наклонное положение, так что лежат в одной линии со щетинкою, один по одну сторону, другой — по другую; и если, держа щетинку в том же относительном положении, просунуть ее в нектарник другого цветка, то оба конца поллиния как раз толкнутся в две выдавшиеся рыльцевые поверхности, расположенные по обеим сторонам устья нектарника.

Цветки [*G. conopsea*] имеют приятный запах и содержат в своих нектарниках постоянный и обильный запас нектара, повидимому, крайне привлекательного для Lepidoptera, так как поллинии скоро и успешно уносятся ими. Например, в колосе с сорока пятью распустившимися цветками — сорок один утратил свои поллинии или же на их рыльцах была оставлена пыльца. В другом колосе с пятьюдесятью четырьмя цветками у тридцати семи были унесены оба поллиния и у пятнадцати — один поллиний, так что только два цветка во всем колосе не были лишены поллиниев.

Сын мой Джордж отправился ночью на берег, где в изобилии рос этот вид, и скоро поймал *Plusia chrysitis* с шестью поллиниями, *P. gamma* с тремя, *Anaitis plagiata* с пятью и *Triphaena pronuba* с семью поллиниями, прилипшими к их хоботкам. Могу прибавить, что он поймал также первую из названных ночных бабочек в моем цветнике, с прилипшими к ее хоботку поллиниями *G. conopsea*, но уже лишенными пыльцы, несмотря на то, что сад находился на расстоянии четверти мили от ближайшего места, где росли эти орхидеи. У многих из вышеназванных бабочек к хоботкам прилипло только по одному поллинию, и притом несколько сбоку их хоботков, что и должно было произойти во всех тех случаях, когда бабочка не сидела прямо против нектарника и не погружала свой хоботок как раз между двумя дисками. Но так как губа довольно широка и плоска и не имеет направляющих пластинок, какие мы видели на губе *Orchis pyramidalis*, то ничто не могло заставить бабочку погружать хоботок в нектарник симметрически, да и никакой выгоды в этом не было бы.

Gymnadenia albida. — Цветок этого вида своим строением во многих отношениях напоминает *Gymnadenia conopsea*, но, благодаря тому что губа цветка загнута кверху, он сделался почти трубчатым. Обнаженные продолговатые диски малы и сближены. Рыльцевые поверхности — отчасти боковые и расходящиеся. Нектарник короток и полон нектара. Несмотря на малые размеры, цветки, повидимому, в высшей степени привлекательны для насекомых: из восемнадцати нижних цветков на одном колосе у десяти были унесены оба и у семи — один поллиний; на нескольких более старых колосьях все поллинии были унесены, если не считать двух или трех самых верхних цветков.

Gymnadenia odoratissimma — растет в Альпах и, по словам д-ра Г. Мюллера, * походит всеми вышеуказанными чертами на *G. conopsea*.

* H. Müller, «Nature», Dec. 31, 1874, стр. 169.

Так как бледно-окрашенные и в высшей степени душистые цветки не посещаются дневными бабочками, то он полагает, что они опыляются исключительно ночными. Северо-американская *G. tridentata*, описанная профессором Аза Греем, * отличается от предыдущих видов в одном важном отношении.[17] Пыльник открывается еще в бутоне, и пыльцевые зерна, которые у британских видов связаны друг с другом очень непрочными нитями, здесь разъединяются еще гораздо легче, и некоторые из них неизменно падают на оба рыльца и на обнаженную

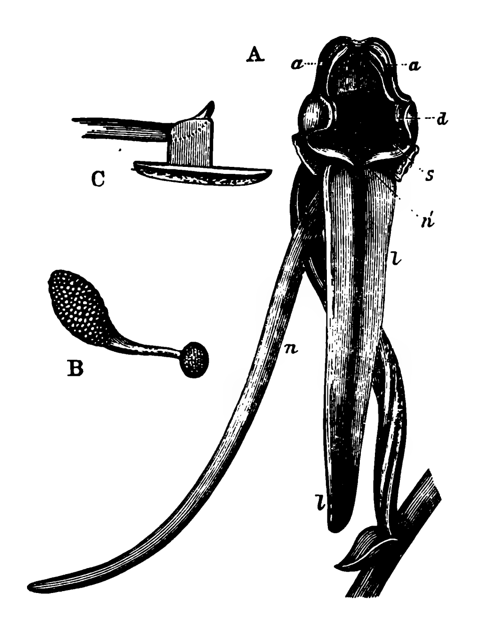


Рис. 11. *Habenaria chlorantha.*

a, a — гнезда пыльника, *d* — диск поллиния, *s* — рыльце, *n* — нектарник, *n'* — устье нектарника, *l* — губа (labellum).

А — вид цветка спереди; все чашелистики и лепестки удалены, за исключением губы с нектарником, который обращен в одну сторону.

В — поллиний (он едва ли представлен достаточно длинным); барабанообразная ножка скрыта позади диска.

С — разрез через липкий диск, барабанообразную ножку и прикрепленный конец каудикулы; липкий диск состоит из верхней перепонки и находящегося под ней слоя липкого вещества.

клетчатую верхушку клювика: и эта последняя часть, странно сказать, пронизывается пыльцевыми трубочками. Таким образом, цветки самоопыляются. Однако, прибавляет проф. Грей, «все приспособления для перенесения пыльцевых масс насекомыми, включая сюда и наклонение поллиниев, отличаются таким же совершенством, как и у тех видов, которые нуждаются в помощи насекомых». Ввиду этого едва ли можно сомневаться в том, что этот вид иногда опыляется и перекрестно.

* Asa Gray, «American Journal of Science», т. XXXV, 1862, стр. 426 и примечание на стр. 260, и т. XXXVI, 1863, стр. 293. В последней статье он прибавляет несколько замечаний о *G. flava* и *nivea*.

Habenaria или *Platanthera chlorantha*.— Поллинии этого вида, известного под названием большой орхидеи-бабочки, значительно отличаются от поллиниев любого из упоминавшихся доселе видов. Два гнезда пыльника отделяются одно от другого большим промежутком соединительной перепонки, и поллинии расположены в них в наклоненном назад положении (рис. 11). Липкие диски расположены один против другого и находятся впереди рыльцевой поверхности. Вследствие такого их положения, каудикулы и пыльцевые массы очень удлинены. Каждый липкий диск круглый и внутри молодой почки состоит из массы клеточек, внешние слои которых (соответствующие губе или кармашку у Orchis) растворяются, превращаясь в липкое вещество. Это вещество имеет свойство сохранять свою липкость, по крайней мере, в течение двадцати четырех часов после того, как поллиний вынут из своего гнезда. Диск, покрытый с внешней стороны толстым слоем липкого вещества (см. фиг. С, которая изображена таким образом, что липкое вещество находится на нижней стороне), на противоположной, внутренней стороне продолжается в короткую ножку, имеющую форму барабана. Эта ножка является непосредственным продолжением перепончатой части диска и состоит из той же самой ткани. Каудикула поллиния прикреплена в поперечном направлении к внутреннему концу ножки, и ее конец продолжается, в виде изогнутого рудиментарного хвостика, несколько за пределы барабанообразной ножки. Таким образом, каудикула соединяется с липким диском совершенно по-особому и притом в плоскости, перпендикулярной к той, в которой это наблюдается у других британских орхидей. В короткой барабанообразной ножке мы имеем слабо развившуюся длинную ножку клювика, которая так бросается в глаза у многих Vandeae и которая соединяет липкий диск с настоящими каудикулами поллиниев.

Барабанообразная ножка имеет весьма важное значение, не только потому, что благодаря ей липкий диск выдается и может легче прилипнуть к головке насекомого, когда оно погрузит свой хоботок в нектарник, лежащий под рыльцем, но еще и вследствие своей способности сокращаться. Поллинии, находясь в своих гнездах, отклонены назад (см. фиг. А) и лежат над поверхностью рыльца и несколько по сторонам его; если бы они в таком положении прилипли к головке насекомого, то, сколько бы цветков оно ни посетило, пыльца совсем не попала бы на рыльце. Но посмотрим, что делается через несколько секунд после того, как внутренний конец барабанообразной ножки будет выведен из своего прикрепленного положения и придет в соприкосновение с воздухом,— одна сторона ее сокращается, и вследствие этого сокращения толстый конец поллиния притягивается внутрь, так что каудикула и липкая поверхность диска перестают быть параллельными, какими они были первоначально и как они представлены в разрезе на фиг. С. В то же самое время барабанчик поворачивается, приблизительно на четверть круга, и вследствие этого каудикула передвигается вниз, подобно часовой стрелке, причем толстый конец поллиния, т. е. масса пыльцевых зерен, опускается. Предположим, что правый диск прикреплен к правой стороне головки насекомого; в то время, пока насекомое успеет перелететь на другой цветок, находящийся на другом растении, конец поллиния, несущий пыльцу, совершит движение вниз и внутрь и непременно коснется липкой поверхности

рыльца, расположенного в середине цветка под и между обоими гнездами пыльника.

Маленький рудиментарный хвостик каудикулы, торчащий позади барабанообразной ножки, представляет интерес для тех, кто признает изменение видов, ибо он показывает нам, что диск передвинулся немного внутрь и что первоначально оба диска помещались еще дальше впереди рыльца, чем в настоящее время. Таким образом, мы узнаем, что первоначальная форма в этом отношении приближалась по своему строению к *Bonatea speciosa*, этой необыкновенной орхидее с мыса Доброй Надежды.[18]

Замечательная длина нектарника, содержащего много свободного нектара, белизна бросающихся в глаза цветов и сильный приятный запах, издаваемый ими ночью, показывают, что опыление этого растения находится в зависимости от крупных ночных Lepidoptera. Мне часто попадались колосья, с которых были унесены почти все поллинии. Вследствие бокового положения обоих липких дисков и значительного расстояния между ними, одна и та же бабочка может унести сразу только один поллиний; и действительно, в одном колосе, который еще не очень много посещался насекомыми, три цветка сохранили оба поллиния, а у восьми было унесено только по одному поллинию. По положению дисков можно наперед предположить, что они должны прилипать сбоку головки или лица бабочек; м-р Ф. Бонд прислал мне экземпляр *Hadena dentina*, который ослеп на один глаз, закрытый диском, и экземпляр *Plusia v. aureum* с прилипшим к краю глаза диском. М-р Маршалл * собрал двадцать экземпляров *Cucullia umbratica* в Дервентуотере на острове, отделенном на полмилю водой от любого ближайшего места, где росла *H. chlorantha*; несмотря на это, семь из этих бабочек были украшены поллиниями этой орхидеи, прилипшими к их глазам. Хотя диски настолько липки, что почти все поллинии в пучке цветов, который я нес в руке и который, таким образом, подвергался сотрясению, оказались удаленными вследствие прилипания к лепесткам и чашелистикам, можно, однако, считать достоверным, что ночные бабочки (вероятно, более мелкие виды) часто посещают эти цветки, не унося поллиниев; ибо исследуя диски многочисленных поллиниев, еще находившихся в своих гнездах, я нашел приставшие к ним маленькие чешуйки Lepidoptera.

Причина, почему цветки у различных видов орхидей устроены таким образом, что поллинии всегда прилипают к глазкам или хоботкам у Lepidoptera и к обнаженным лбам или хоботкам у Hymenoptera, без сомнения, заключается в том, что липкие диски не могут приклеиться к чешуйчатой или сильно волосистой поверхности, так как сами чешуйки легко отваливаются. Изменения в строении цветка у орхидей, если только они не ведут к тому, что липкие диски, касаясь известной части тела насекомого, плотно прилипают к ней, не принесли бы никакой пользы и даже повредили бы растению; и, следовательно, такие изменения не могли бы сохраниться и совершенствоваться.

Habenaria bifolia, или *малая орхидея-бабочка*.— Я знаю, что м-р Бентам и некоторые другие ботаники считают эту и предыдущую формы за простые разновидности, ибо, как уже было сказано, замечаются промежуточные градации в положении липких дисков. Но мы сейчас

* Marshall, «Nature», Sept. 12, 1872, стр. 393.

увидим, что обе формы отличаются многими другими чертами, не говоря уже об общем виде и местах произрастания, которых мы здесь не касаемся. Если бы впоследствии было доказано, что эти формы постепенно переходят одна в другую, независимо от гибридизации, то это был бы замечательный случай изменчивости (вариации), и я в одно и то же время был бы и обрадован и удивлен этим фактом, ибо две эти формы различаются между собою больше, чем многие виды, принадлежащие к одному и тому же роду.

Липкие диски *Habenaria bifolia* — овальной формы и расположены один против другого; они расположены гораздо ближе друг к другу, чем у предыдущего вида, — настолько близко, что в почке, когда их поверхности еще не утратили клеточного строения, они почти соприкасаются. Они помещаются не так низко относительно устья нектарника. Липкое вещество обладает несколько иными химическими свойствами, на что указывает гораздо большая его липкость, если смочить его после продолжительного высушивания или после того, как оно полежало в слабом винном спирте. Едва ли можно говорить о существовании барабанообразной ножки, но она заменяется продольным гребнем, обрезанным на конце, где прикрепляется каудикула; едва ли есть и след от рудиментарного хвостика. Рис. 12 представляет диски обоих видов, рассматриваемые сверху и изображенные с соблюдением относительных размеров. Поллинии после удаления из своих гнезд совершают почти те же движения, как и у предыдущих видов. У обеих форм движение может быть хорошо рассмотрено, если вынуть поллиний за толстый конец с помощью щипчиков и придерживать его под микроскопом; при этом будет видно, как плоскость липкого диска повернется, по крайней мере, на сорок пять градусов. Каудикулы *Habenaria bifolia* относительно гораздо короче, чем у других видов; маленькие пакетики пыльцы короче, белее и в зрелом цветке гораздо легче отделяются один от другого. Наконец, рыльцевая поверхность имеет иную форму, а именно: она яснее разделена на три части и снабжена двумя боковыми выступами, расположенными под липкими дисками. Эти выступы суживают устье нектарника, придавая ему почти четырехугольную форму. Ввиду этого я и не могу сомневаться, что *H. chlorantha* и *H. bifolia* представляют различные виды, обманывающие своим близким внешним сходством. *

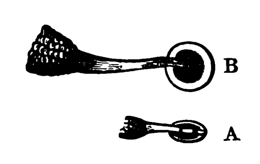


Рис. 12.
B — диск и каудикула *Habenaria chlorantha*. Вид сверху; барабанообразная ножка в ракурсе.
A — диск и каудикула *Habenaria bifolia*; вид сверху.

Исследовав рассматриваемый вид, я, на основании положения липких дисков, пришел к убеждению, что он должен опыляться иным способом, чем *Habenaria chloranta*; а потом, благодаря любезности м-ра Ф. Бонда, я исследовал двух бабочек, именно *Agrotis segetum*

* По мнению д-ра Г. Мюллера, *Habenaria* или *Platanthera bifolia* английских авторов есть *P. solstitialis* Беннинггаузена; он вполне согласен со мною, что она должна считаться за особый от *P. chlorantha* вид. Д-р Мюллер утверждает, что последний вид связывается рядом постепенных переходов с другою формою, называемой в Германии *P. bifolia*. Он дает очень подробный и интересный очерк изменчивости этих трех форм Platanthera и их строения в связи с способом опыления. H. Müller, «Verhandl. d. Nat. Verein f. Pr. Rh. u. Westfal», Jahrg. XXV, III серия, т. V, стр. 36—38.

и *Anaitia plagiata*, одну с тремя поллиниями, а другую — с пятью поллиниями, прилипшими не к глазам или к одной из сторон головы, как у предыдущего вида, а к основанию хоботка. Могу заметить, что прилипшие к бабочкам поллинии обоих названных видов Habenaria различаются с первого взгляда.

Профессор Аза Грей описал * строение не меньше как десяти американских видов Platanthera.[19] Большая часть из них способом опыления напоминает два британских вида; но некоторые из видов, у которых липкие диски расположены недалеко один от другого, обладают любопытными приспособлениями, каковы, например, желобчатая губа, боковые щитки и т. п., принуждающие бабочек погружать свои хоботки прямо спереди. С другой стороны, *P. Hookeri* имеет очень любопытную особенность: два липких диска расположены далеко один от другого; следовательно, бабочка, если только она не обладает гигантскими размерами, будет в состоянии высосать обильный нектар, не касаясь ни одного диска; но эта опасность устраняется следующим образом: центральная линия рыльца выдается вверх и губа не свешена вниз, как у большинства других видов, но загнута кверху, так что передняя сторона цветка сделалась несколько трубчатой и разделена на две половинки. Таким образом, бабочка принуждена направляться к той или другой стороне и ее голова почти неизбежно приходит в соприкосновение с одним из дисков. Барабанчик поллиния, удаленный с своего места, сокращается совершенно так же, как это было описано мною для *P. chlorantha*. Профессор Грей видел одну бабочку (Nisoniades) из Канады, к каждому глазу которой прилипло по одному поллинию этого вида. Что касается до *P. flava*, то здесь бабочки иным образом вынуждаются проникать с одной стороны в нектарник. Узкий, но большой выступ, поднимающийся от основания нектарника, выдается вверх и назад, так что почти касается колонки; таким образом, бабочка, будучи принуждена входить с той или другой стороны, почти наверно, унесет один из липких дисков. *P. hyperborea* и *dilatata* считались некоторыми ботаниками за разновидности одного и того же вида; проф. Аза Грей говорит, что и ему прежде хотелось притти к тому же заключению, но, при ближайшем исследовании, он нашел, помимо других черт, замечательное физиологическое различие, заключающееся в том, что *P. dilatata*, подобно другим, близко родственным ей растениям, нуждается в помощи насекомых и не может самоопыляться; между тем как у *P. hyperborea* пыльцевые массы обыкновенно выпадают из гнезд пыльников, когда цветок еще очень молод или еще в бутоне, и таким образом рыльце самоопыляется. Тем не менее, различные особенности строения, приспособленные для перекрестного опыления, имеются налицо.**

Род Bonatea очень близок к Habenaria и заключает в себе растения, обладающие своеобразным строением. *Bonatea speciosa* растет на мысе Доброй Надежды и тщательно описана м-ром Трайменом;*** но объяснить ее устройство без рисунков невозможно. Она замечательна тем,

* Asa Gray, «American Journal of Science», т. XXXIV, 1862, стр. 143, 259 и 424 и т. XXXVI, 1863, стр. 292.

** М-р Дж. Мансел Уил описал (J. Mansel Weale, «Journ. Lin. Soc. Bot.», т. XIII, 1871, стр. 47) способ опыления двух южноафриканских видов Habenaria: один из них замечателен тем, что поллинии, извлеченные из своих гнезд, не проделывают никакого движения и не изменяют положения.

*** Trimen, «Journ. Linn. Soc. Bot.», т. IX, 1865, стр. 156.

что обе рыльцевые поверхности и оба липких диска далеко выдаются вперед цветка, и по сложному устройству губы, состоящей из семи или, может быть, из девяти различных частей, которые все слились воедино. Как и у *Platanthera flava*, при основании губы есть вырост, заставляющий бабочек проникать в цветок с той или с другой стороны. Нектарник, по словам м-ра Траймена и м-ра Дж. Мансела Уила, не содержит свободного нектара; но последний из названных писателей думает, что ткань, из которой состоит нектарник, сладка на вкус, так что бабочки, по всей вероятности, пробуравливают ее ради межклеточной жидкости. Поллинии удивительно длинны; удаленные из своих гнезд, они повисают просто от тяжести пыльцевых масс и в таком положении легко могут пристать к рыльцу, в случае, если они прилипнут к головке насекомого. М-р Уил описал также некоторые другие южноафриканские виды Bonatea.* Они отличаются от *B. speciosa* тем, что их нектарники наполнены нектаром. Он нашел маленькую бабочку, *Pyrgus elmo*, «совершенно стесненную большим числом поллиниев этой Bonatea, прилипших к ее груди». Но он не говорит, была ли ее грудь обнажена или покрыта чешуйками.

Южноафриканские роды Disa и Disperis Линдли относит к двум суб-трибам Ophreae. Великолепные цветы *Disa grandiflora* описаны и изображены Трайменом.** Большой нектарник развился здесь из заднего чашелистика, а не из губы. Чтобы насекомые могли добраться до обильных запасов нектара, они должны погрузить свои хоботки по ту или другую сторону колонки; и в соответствии с этим липкие диски необыкновенным образом повернуты наружу. Поллинии согнуты, и когда они уносятся, то наклоняются от собственной тяжести, так что нет надобности в каком-либо последующем движении для того, чтобы они заняли надлежащее положение. Принимая во внимание большой запас нектара и приметный вид цветов, представляется замечательным, что насекомые редко посещают их. М-р Траймен писал мне в 1864 г., что он исследовал недавно семьдесят восемь цветков, и только у двенадцати из них один или оба поллиния были унесены насекомыми, и только у пяти на рыльцах оказалась пыльца. Ему неизвестно, какие насекомые опыляют иногда эти цветки; но мистрис Барбер не раз видела большую муху, родственную с Bombilius, с прилипшими к основанию ее хоботка поллиниями *Disa polygnoides*. М-р Уил указывает,*** что *Disa macrantha* отличается от *D. grandiflora* и *cornuta* тем, что производит множество семян, и замечательна тем, что часто самоопыляется.[20] Это видно из того, что «когда цветки вполне распустятся, достаточно самого легкого толчка, чтобы вытряхнуть поллинии из широко открытых гнезд пыльников и привести их в соприкосновение с рыльцем. Это случается нередко и в природе, потому что я много раз находил опыленные таким образом цветки». Однако он нимало не сомневается в том, что эти цветы также подвергаются и перекрестному опылению, при помощи ночных насекомых. Он прибавляет, что *D. grandiflora*, столь редко опыляемая при помощи насекомых, представляет в этом отношении сходство с *Ophrys muscifera*; тогда как *D. macrantha*, столь часто самоопыляющаяся,

* Trimen, «Journ. Linn. Soc. Bot.», т. X, стр. 470.
** Ibid., т. VII, 1863, стр. 144.
*** Weale, «Journ. Linn. Soc. Bot.», т. XIII, 1871, стр. 45.

близко подходит к *Ophrys apifera*; но последний вид, кажется, неизменно размножается самоопылением.

Наконец, м-р Уил описал,* насколько он сам мог уяснить себе, способ опыления одного вида Disperis при помощи насекомых. Следует отметить, что губа и два боковых чашелистика этого растения выделяют нектар.

Теперь мы покончили с Ophreae; но прежде чем перейти к следующим трибам, я считаю необходимым повторить вкратце главнейшие факты касательно движения поллиниев, вызываемого прекрасно регулируемым сокращением маленького кусочка перепонки (вместе с ножкою у Habenaria), который находится между слоем или комочком липкого вещества и кончиком каудикулы. Впрочем, в немногих случаях, как, например, у некоторых из видов Disa и Bonatea, каудикулы, удаленные из гнезд пыльника, не совершают никакого движения; для того, чтобы дать им необходимое наклонное положение, достаточно тяжести пыльцевых масс. У большинства видов Orchis рыльце лежит прямо под гнездами пыльника и поллинии просто совершают вертикальное движение книзу. У *Orchis pyramidalis* есть два боковых и нижних рыльца, и поллинии движутся вниз и наружу, вследствие чего расходятся на такой угол, который необходим, чтобы они могли коснуться двух боковых рылец. У Gymnadenia поллинии движутся только вниз, но они приспособлены к соприкосновению с боковыми рыльцами, вследствие того, что прилипают к верхним боковым поверхностям хоботков Lepidoptera. У Nigritella поллинии движутся вверх, но это зависит только от того, что они всегда прилипают к нижней стороне хоботка. У Habenaria рыльцевая поверхность лежит под и между двумя далеко отстоящими гнездами пыльника, и поллинии здесь сходятся, а не расходятся, как у *Orchis pyramidalis*, и движутся также вниз. Поэт может вообразить, что в то время, как поллинии, прилипшие к тельцу насекомого, переносятся по воздуху с цветка на цветок, они по собственной охоте и нетерпеливо стараются занять то именно положение, в котором они только и могут надеяться удовлетворить свое желание и продолжить свой вид.

* Weale, «Journ. Linn. Soc. Bot.», т. XIII, 1871, стр. 42.

ГЛАВА III

ARETHUSEAE

Cephalanthera grandiflora, редукция клювика, раннее прорастание пыльцевых трубочек, случай несовершенного самооплодотворения, перекрестное опыление при помощи насекомых, обгрызающих губу. — *Cephalanthera ensifolia*.— Pogonia. — Pterostylis и другие австралийские орхидеи с губой, чувствительной к прикосновению. — Vanilla. — Sobralia.

Cephalanthera grandiflora.[21] — Эта орхидея замечательна тем, что у нее нет клювика, который составляет столь характерный признак всего отряда орхидей. Рыльце велико, и пыльник помещается над ним. Пыльца крайне рассыпчатая и легко прилипает ко всякому предмету.

Пыльцевые зерна соединяются при помощи немногих слабых эластических нитей; но они не слеплены вместе и не образуют пакетиков пыльцы, как у большинства других орхидей.* В этом последнем признаке и в полном исчезновении клювика мы имеем доказательство деградации, и Cephalanthera представляется мне похожей на деградированный Epipactis, относящийся к Neotteae, которые будут описаны в следующей главе.

Пыльник раскрывается, пока цветок находится еще в стадии почки, и отчасти выталкивает пыльцу, которая стоит в виде двух почти свободных вертикальных столбиков, из которых каждый делится вдоль приблизительно на две половинки. Эти подразделенные столбики прислонены к верхнему четырехугольному краю рыльца (или даже выступают над этим краем), который доходит приблизительно до одной трети их высоты (см. изображение спереди B и вид сбоку C на рис. 13). В то время, как цветок еще находится в состоянии почки, пыльцевые зерна, расположенные против верхнего острого края рыльца (но не те, которые составляют верхнюю или нижнюю части массы), выпускают множество трубочек, и последние глубоко проникают в рыльцевую ткань. После этого рыльце немного наклоняется вперед, вследствие чего и оба рассыпчатых столбика пыльцы несколько перемещаются вперед и почти совершенно высвобождаются из гнезд пыльников, будучи прикреплены к концу рыльца и поддерживаясь проросшими в рыльце пыльцевыми трубочками. Без этой поддержки столбики скоро упали бы вниз.

Цветок стоит прямо, причем нижняя часть губы загнута кверху параллельно колонке (фиг. A). Концы боковых лепестков никогда не

* Это отделение пыльцевых зерен друг от друга было наблюдено и изображено Бауэром на таблице, опубликованной Линдли в его великолепных «Illustrations of Orchidaceous plants».

отделяются друг от друга,* так что столбики пыльцы защищены от ветра, и так как цветок стоит прямо, то они и не падают от собственной тяжести. Это чрезвычайно важно для растения, так как иначе пыльца была бы сдута или выпала и потерялась бы бесплодно. Губа состоит из двух частей; когда цветок зрелый, то маленькая треугольная концевая (дистальная) часть загибается вниз под прямым углом к основной части и

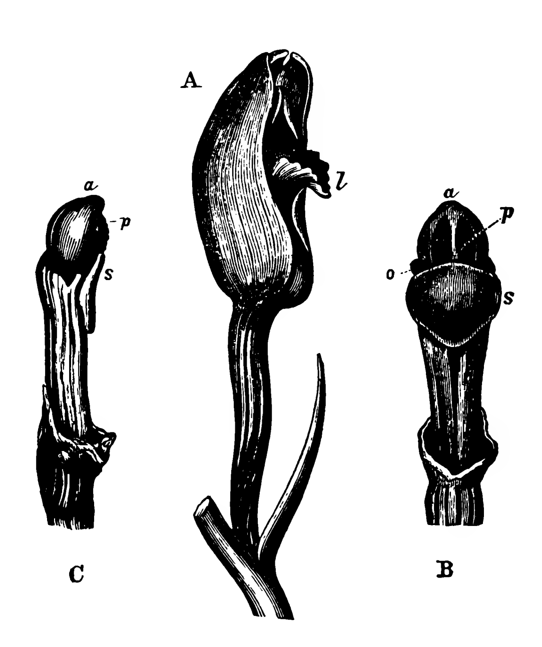


Рис. 13. *Cephalanthera grandiflora.*

a — пыльник; на фиг. B, где он изображен спереди, видны два гнезда с заключенной в них пыльцой; *o* — один из двух боковых рудиментарных пыльников, или ушков; *p* — массы пыльцы; *s* — рыльце, *l* — дистальная часть губы.

A — вполне развитый распустившийся цветок, рассматриваемый наискось.

B — колонка спереди; все лепестки и чашелистики удалены.

C — колонка сбоку; все лепестки и чашелистики удалены; между пыльником и рыльцем можно видеть узкие столбики пыльцы (*p*).

благодаря этому образует маленькую посадочную площадку, на которую могут сесть насекомые и которая находится против треугольного входа, расположенного на половине высоты почти трубчатого цветка. Немного времени спустя, как только цветок вполне опылится, маленькая дистальная часть губы поднимается, закрывает треугольную дверь и снова совершенно замыкает органы плодоношения.

Несмотря на то, что я часто искал нектар в чаше губы, я никогда не находил ни малейшего следа его. Концевая часть губы усажена круглыми сосочками оранжевого цвета, и в чашечке есть несколько продольных, с поперечными складками, ребер темнооранжевого цвета. Эти

* Бауэр изображает цветки гораздо более распустившимися, чем они здесь представлены; я могу только сказать, что никогда не видел их в таком состоянии.

ребра часто прогрызаются каким-нибудь насекомым, и мне случалось находить маленькие отгрызенные кусочки, лежавшие внутри основания чашечки. Летом 1862 года насекомые реже обыкновенного прилетали на цветки, как это было видно по неповрежденным пыльцевым массам; тем не менее из рассмотренных в один день семнадцати цветков — у пяти ребра были прогрызены, а на следующий день в таком состоянии найдены были семь из девяти других цветков. Так как при этом не было заметно никакого следа слизи, то я не думаю, чтобы цветы подверглись нападению улиток; однако я не знаю, прогрызли ли их какие-либо крылатые насекомые, которые только и могли содействовать перекрестному опылению. Ребра вкусом были похожи на губу некоторых Vandeae, а в этом семействе, как мы потом увидим, означенная часть цветка часто прогрызается насекомыми. Cephalanthera, насколько мне случалось наблюдать, — единственная из британских орхидей, которая привлекает насекомых, предлагая им твердую пищу.

Раннее пробуравливание рыльца множеством пыльцевых трубочек, которые можно проследить далеко в глубь рыльцевой ткани, очевидно представляет собой другой случай непрерывного самоопыления, подобный тому, который наблюдается у *Ophrys apifera*. Я очень удивлялся этому обстоятельству и задавал себе вопросы: почему дистальная часть губы открывается на короткое время? К чему нужна масса пыльцы выше и ниже того слоя пылинок, трубочки которых только и прорастают сквозь верхний край рыльца? Рыльце имеет большую плоскую липкую поверхность; в течение многих лет я почти всегда находил массу пыльцы, прилипшей к его поверхности, причем рассыпчатые столбики каким-то образом оказывались разрушенными. Я пришел к той мысли, что хотя цветы стоят прямо и столбики хорошо защищены от ветра, однако пыльцевые массы могут в конце концов повалиться вследствие собственной тяжести, упасть на рыльце и таким образом совершить акт самоопыления. Сообразно с этим, я покрыл сеткой растение с четырьмя бутонами и исследовал цветы, когда они завяли; широкие рыльца трех из них были совершенно свободны от пыльцы, но небольшое количество ее упало на один уголок четвертого. За исключением верхушки одного столбика пыльцы в этом последнем цветке, все остальные столбики стояли прямо и были целы. Я осмотрел цветки некоторых окружающих растений и всюду я нашел, как это бывало часто и прежде, поваливившиеся столбики и массу пыльцы на рыльцах.

Из обычного состояния столбиков пыльцы, равно как и из того обстоятельства, что ребра на губе бывают прогрызены, можно безошибочно заключить, что какие-то насекомые посещают цветки, тревожат пыльцу и оставляют массу ее на рыльцах. Таким образом, мы видим, что и загибание вниз дистальной части губы, благодаря которому образуется временная посадочная площадка для насекомых и открывается вход; и завороченная кверху губа, благодаря которой цветок делается трубчатым и насекомые принуждены бывают пробираться около самой поверхности рыльца; и пыльца, легко пристающая ко всякому предмету и стоящая в виде рыхлых столбиков, защищенных от ветра, и, наконец, большое количество пыльцы выше и ниже того слоя пыльцевых зерен, трубочки которых только и проникают в край рыльца, — что все эти координированные особенности строения далеко не бесполезны; они были бы совершенно бесполезными в том случае, если бы эти цветки всегда самоопылялись.

Чтобы удостовериться, насколько раннее пробуравливание верхнего конца рыльца трубочками тех пыльцевых зерен, которые прилегают к нему, достаточно для опыления, я покрывал растение с только что распустившимися цветами и снимал тонкую сетку, когда они начинали увядать. Долгий опыт убедил меня, что такое временное прикрытие не отражалось вредно на их плодовитости. Четыре прикрытых цветка произвели семенные коробочки, по виду такие же хорошие, как и те, которые находились на любом из окружающих растений. Когда они созрели, я собрал их, а также коробочки со многих окружающих кустов, выросших при подобных же условиях, и взвесил семена на химических весах. Семена из четырех коробочек с непокрытых растений весили 1,5 грана, тогда как семена из того же числа коробочек с покрытого растения весили меньше 1 грана; но это не дает ясного представления об относительном различии в их плодовитости, ибо я заметил, что большое число семян с покрытого растения состояло из маленьких сморщенных кожурок. Руководствуясь этим, я смешал хорошенько семена и взял четыре маленькие порции из одной кучи и четыре из другой и, намочив их в воде, сравнил их под микроскопом: из сорока семян с непокрытых растений оказалось негодных только четыре, тогда как из сорока семян с покрытых экземпляров — по меньшей мере двадцать семь; так что покрытые растения дали в семь раз большее количество плохих семян, сравнительно с теми, к которым доступ насекомых был свободен. [22]

Отсюда мы можем заключить, что эта орхидея постоянно самооплодотворяется, хотя очень несовершенным образом; однако это может быть в высшей степени полезно для растения, если насекомые не будут посещать его цветки. Как бы то ни было, проникновение семенных трубочек в рыльце, повидимому, оказывает еще бо́льшую услугу в том отношении, что удерживает столбики пыльцы на их собственных местах, так что насекомые, проникая в цветки, могут покрыться пыльцою. Может быть, насекомые помогают и самоопылению, перенося пыльцу на рыльце того же самого цветка; но едва ли что может помешать насекомому, обсыпанному таким образом пыльцою, перекрестно опылять цветки и на других растениях. Судя по относительному положению частей, представляется, конечно, вероятным (но я упустил случай убедиться в этом при помощи раннего удаления пыльников, с тем, чтобы иметь возможность наблюдать, была ли перенесена пыльца на рыльце с другого цветка), что насекомое скорее может обсыпаться пыльцой, выбираясь из цветка, чем пролезая в него; а это, разумеется, должно облегчить скрещивание между различными особями. Таким образом, Cephalanthera представляет только отчасти исключение из того правила, что орхидеи обыкновенно опыляются пыльцою с другого растения.

Cephalanthera ensifolia.—По мнению Дельпино,* цветки названного вида посещаются насекомыми, как это видно из того, что пыльцевые массы оказываются удаленными. Как он полагает, это достигается тем, что тело насекомых сначала делается липким при помощи выделения, покрывающего рыльца. При этом не ясно, опыляются ли цветки также и собственной пыльцой. Каждая пыльцевая масса не подразделяется лишь слегка, а делится на две части, в результате чего получаются четыре отдельные пыльцевые массы.

* Delpino, «Ult. osservaz. sulla dicogamia», ч. II, 1875, стр. 149.

Pogonia ophioglossoides. — Цветки этого растения, обитающего в Соединенных Штатах, судя по описанию м-ра Скёддера,* походят на цветки Cephalanthera тем, что не имеют клювика и пыльцевые массы не снабжены каудикулами. Пыльца состоит из порошковатых зерен, не соединенных нитями. Возможность самоопыления, повидимому, успешно предотвращена, и скрещивание должно происходить между цветками различных растений, ибо каждое растение обыкновенно приносит только один цветок.

Pterostylis trullifolia и *longifolia.* — Я упомяну здесь вкратце о некоторых орхидеях, растущих в Австралии и Новой Зеландии, которые причислены Линдли к одной и той же трибе Arethuseae вместе с Cephalanthera и Pogonia; они замечательны своей крайней чувствительностью или раздражительностью своих губ (labella). Два лепестка и один из чашелистиков образуют колпачок, закрывающий столбик, как это видно в фиг. А на прилагаемом рисунке *Pterostylis longifolia.*

Дистальная часть губы представляет посадочную площадку для насекомых приблизительно такого же рода, как и у Cephalanthera, но с той разницей, что, если прикоснуться к этому органу, он быстро поднимается, увлекая за собою прикасающееся к нему насекомое, для которого цветок, почти совершенно закрытый со всех других сторон, становится, таким образом, временною тюрьмою. Губа остается закрытой от получаса до полутора часов и, открываясь, снова становится чувствительной к прикосновению. Два перепончатых щитка выступают с той и другой стороны верхней части колонки и их края сходятся спереди (см. фиг. В). На этом рисунке лепесток на обращенной к наблюдателю стороне отрезан, и губа изображена в том положении, которое она принимает после прикосновения к ней. Как скоро губа поднимается вышеописанным образом, попавшееся в плен насекомое может вырваться не иначе, как пробравшись через узкий проход, образуемый двумя выдающимися щитками. Спасаясь таким образом, оно почти неизбежно унесет поллинии, так как прежде, чем притти в соприкосновение с ними, оно выпачкает свое тело липким веществом клювика. Попавши в плен в другом цветке и выбираясь из него тем же самым путем, оно почти наверно оставит, по крайней мере, одну из четырех пыльцевых масс на липком рыльце и таким образом опылит цветок.

Все сказанное мною здесь взято из замечательного описания *Pterostylis trullifolia*, сделанного м-ром Чизменом;** но изображение *P. longifolia* я заимствовал из капитального сочинения м-ра Фицджеральда об австралийских орхидеях, так как оно ясно показывает отношение всех частей.

М-р Чизмен сажал насекомых во многие цветки *P. trullifolia* и видел, как они потом вылезали с прилипшими к их спинкам поллиниями. Он также доказал важность раздражимости губы, удаляя ее у двенадцати молодых цветков; в этом случае насекомые, проникавшие в цветки, не были принуждены выбираться оттуда через упомянутый проход; и ни один из этих цветков не произвел коробочки. Цветки, повидимому, посещались исключительно двукрылыми насекомыми (Diptera); но неизвестно, что привлекало их, так как цветы не выделяют нектара. Чизмен полагает, что едва четвертая часть цветков производит коробочки;

* Scudder, «Proc. Boston Soc. Nat. Hist.», т. IX, 1863, стр. 182.

** Cheeseman, «Transact. New Zealand Institute», т. V, 1873, стр. 352 и т. VII, стр. 351.

несмотря на это, в одном случае он исследовал 110 цветков, уже в увядшем состоянии, и у семидесяти одного из них на рыльцах оказалась пыльца, и только двадцать восемь сохранили в пыльниках все четыре поллиния. Все новозеландские виды имеют по одному цветку, так что различные растения не могут не скрещиваться между собою. Я могу прибавить, что однажды м-р Фицджеральд посадил на губу *P. longifolia* также маленького жука, который мгновенно попал внутрь цветка

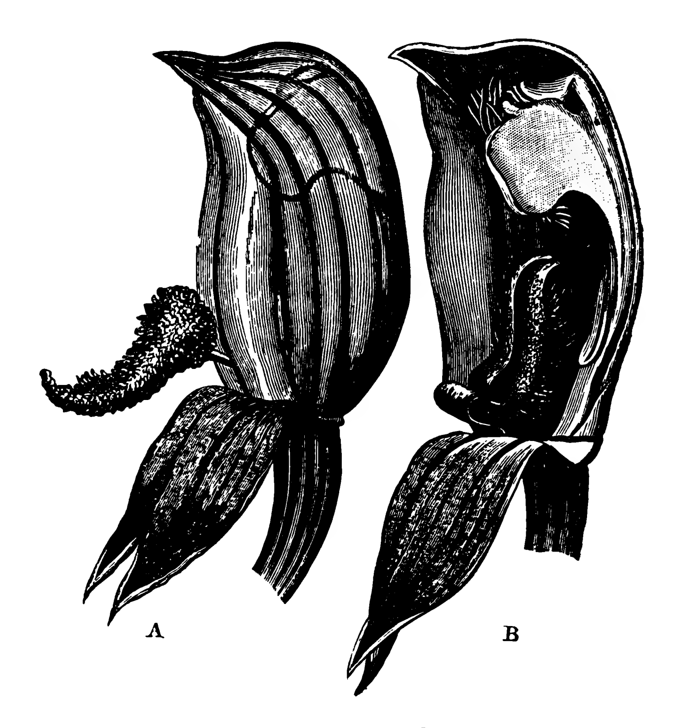


Рис. 14. *Pterostylis longifolia*.
(Рисунок заимствован из «Australian Orchids» Р. Д. Фицджеральда).
А — цветок в естественном виде; внутри смутно видны очертания колонки.
В — цветок, у которого удален лепесток, обращенный к зрителю; видна колонка с своими двумя щитками и губа в том положении, которое она принимает, если прикоснуться к ней.

и оказался в заключении; после того названный ученый видел, как жук выбирался оттуда с двумя прилипшими к спинке поллиниями. Тем не менее он сомневается, — по причинам, которые кажутся мне совершенно недостаточными, — не приносит ли чувствительность губы столько же большой ущерб, сколько и выгоды для растения.

М-р Фицджеральд описал другую орхидею, принадлежащую к тому же самому подсемейству, *Caladenia dimorpha*, имеющую раздражимую губу. Он держал растение в комнате и говорит: «Комнатная муха, севшая на губу, вследствие быстрого поднятия губы перенеслась к столбику и, завязнув в клейком выделении рыльца и с усилием стараясь освободиться, удалила пыльцу из пыльника и выпачкала ею рыльце». «Без такой помощи, — прибавляет он, — виды этого рода никогда не

производят семян». Но, по аналогии с другими орхидеями, мы можем быть уверены, что насекомые обыкновенно ведут себя совершенно не так, как муха, которая, на его глазах, была захвачена на рыльце, и, без сомнения, переносят пыльцевые массы с одного растения на другое. Губа другого австралийского рода Calaena, из сем. Arethuseae, по словам д-ра Гукера,* отличается раздражимостью; так что, при прикосновении к ней насекомого, она внезапно прижимается к колонке и временно заключает свою добычу как бы в коробку. Губа покрыта оригинальными сосочками, которые, насколько замечал м-р Фицджеральд, не обгрызаются насекомыми.

М-р Фицджеральд описывает и изображает несколько других родов и относительно *Acianthus fornicatus* и *exsertus* утверждает, что ни тот, ни другой вид, если их охранять от насекомых, не приносит семян, но оба легко опыляются попадающею на их рыльца пыльцою. М-р Чизмен ** был свидетелем опыления в Новой Зеландии *Acianthus Sinclairii*, цветки которого беспрестанно посещаются двукрылыми, и без помощи последних поллинии никогда не уносятся. Из восьмидесяти семи цветков, появившихся на четырнадцати растениях, не менее семидесяти одного принесли зрелые коробочки. Это растение, по словам того же наблюдателя, обладает одною замечательною особенностью, состоящею в том, что пыльцевые массы прикреплены к клювику посредством выпущенных пыльцевых трубочек, которые служат им в качестве каудикулы; таким образом, пыльцевые массы удаляются вместе с клювиком, липким во время посещения цветков насекомыми. Цветы родственного Cyrtostylis также часто посещаются насекомыми, но поллинии уносятся не с такою регулярностью, как у Acianthus; а у Corysanthes только пять цветков из 200 произвели коробочки.***

Vanillidae, по Линдли, составляют суб-трибу Arethuseae. Большие трубчатые цветки *Vanilla aromatica*, очевидно, приспособлены к опылению при помощи насекомых;[23] и известно, что когда это растение культивируется в чужих краях, например, на Бурбоне, Таити и в Индии, то оно производит свои ароматические плоды только в том случае, если оно искусственно опыляется. Этот факт показывает, что на американской родине растения какое-то насекомое специально приспособлено для этого дела и что насекомые названных выше тропических стран, где успешно разводится ваниль, или совсем не посещают цветков, хотя эти последние в изобилии выделяют нектар, или посещают их не надлежащим образом.**** Считаю необходимым указать только две особенности в строении цветков: передняя часть пыльцевых масс —

* Hooker, «Flora of Tasmania», т. II, стр. 17.

** Cheeseman, «Transact. New Zealand Institute», т. VII, 1875, стр. 349.

*** [Corysanthes—синоним Corybas из группы Acianthinae.—*Ред.*]

**** Относительно Бурбона см. «Bul. Soc. Bot. de France», т. I, 1854, стр. 290. Относительно Таити см. H. A. Tilley, «Japan, the Amour» etc., 1861, стр. 375. Относительно Индии см. Morren в «Annals and Mag. of Nat. Hist.», 1839, т. III, стр. 6. Я могу привести аналогичный, но более поразительный случай из наблюдений Фицджеральда, который говорит, «что Sarcochilus parviflorus (один из Vandeae) нередко производит коробочки в Голубых горах Нового Южного Уэльса, перевезенные же оттуда в Сидней экземпляры этого растения, хотя цвели и хорошо, однако не приносили семян, если их предоставляли самим себе; но они оказывались неизменно плодовитыми, если пыльцевые массы вынимались и помещались на рыльце». Между тем, Голубые горы находятся менее чем в ста милях от Сиднея.

полувосковидная, а задняя часть несколько рассыпчата; пылинки не слеплены вместе в сложные зерна, и отдельные пылинки соединяются не тонкими эластическими нитями, а липким веществом; это вещество могло бы быть полезно, заставляя пыльцу прилипать к насекомому, но я думаю, что это было бы излишне, так как липкий клювик хорошо развит. Другая особенность заключается в том, что губа, впереди рыльца и несколько ниже его, снабжена жесткой членистой кисточкой, состоящей из ряда гребешков, расположенных один над другим и направленных книзу. Такое устройство дает насекомому возможность легко проникнуть в цветок, но оно принудит его при отступлении прижиматься ближе к столбику, причем насекомое унесет пыльцевые массы и оставит их на рыльце следующего цветка, который оно посетит.

Род Sobralia близок к Vanilla, и Кавендиш Броун сообщил мне, что он видел в своей теплице большого шмеля, проникшего в цветок *Sobralia macrantha*, и когда насекомое вылезло обратно, то к его спинке, ближе к заднему концу тела, чем к голове, крепко прилипли две большие пыльцевые массы. Шмель осмотрелся вокруг и, не видя другого цветка, влез в тот же самый цветок Sobralia, но быстро выбрался обратно, оставив пыльцевые массы на рыльце, и только липкие диски остались на его спинке. Нектар этой гватемальской орхидеи, повидимому, слишком сильно действовал на нашу британскую пчелу, потому что она вытянула ножки и некоторое время, как мертвая, лежала на губе, но потом оправилась.

ГЛАВА IV

NEOTTEAE

Epipactis palustris, любопытная форма губы и ее значение в деле опыления цветка. — Другой вид Epipactis. — Epipogium. — *Goodyera repens*. — *Spiranthes autumnalis*, превосходное приспособление, при помощи которого пыльца молодого цветка переносится на рыльце более старого цветка на другом растении. — *Listera ovata*, чувствительность клювика, извержение липкого вещества, действие насекомых, превосходное приспособление различных органов. — *Listera cordata*. — *Neottia nidus-avis*, ее опыление совершается так же, как и у Listera. — Thelymitra, ее самоплодовитость.

Мы приступаем теперь к третьей трибе — Neotteae Линдли, заключающей в себе многие британские роды. Последние представляют немало интересного в отношении строения и способа опыления.

У Neotteae — пыльник свободный, находящийся позади рыльца. Их пыльцевые зерна связаны между собою тонкими эластическими нитями, которые отчасти соединяются друг с другом и выступают на верхнем конце пыльцевой массы, прикрепляясь там, за некоторыми исключениями, к задней стороне клювика. Следовательно, пыльцевые массы не имеют настоящих и отдельных каудикул. Только в одном роде Goodyera пыльцевые зерна соединены в пакетики, как у Orchis. Epipactis и Goodyera по способу опыления довольно близко походят на Ophreae, но организация их проще. Род Spiranthes относится к той же категории, но в некоторых отношениях видоизменился иначе.

Epipactis palustris.* — Нижняя часть крупного рыльца двулопастная и выступает впереди колонки (см. *s* — вид сбоку (C) и спереди (D) на рис. 15). На его четырехугольной вершине находится единственный, почти круглый клювик. Передняя сторона клювика (*r*, C, D) немного выступает над поверхностью верхней части рыльца, и это имеет важное значение. В молодой почке клювик состоит из рыхлой массы клеточек с шероховатой внешнею поверхностью: эти поверхностные клеточки сильно изменяются при дальнейшем развитии цветка и превращаются в мягкую, гладкую, в высшей степени эластическую перепонку или ткань, до того нежную, что ее можно проткнуть человеческим волосом; если ее проткнуть таким образом или слегка потереть, то поверхность становится молочною и до некоторой степени липкою, так что пыльцевые зерна прилипают к ней. Иногда (впрочем, я наблюдал это яснее у *Epipactis latifolia*) поверхность клювика становится молочною

* Я очень обязан м-ру А. Дж. Мору из Бембриджа, на острове Уайт, за неоднократную присылку свежих экземпляров этой прекрасной орхидеи.

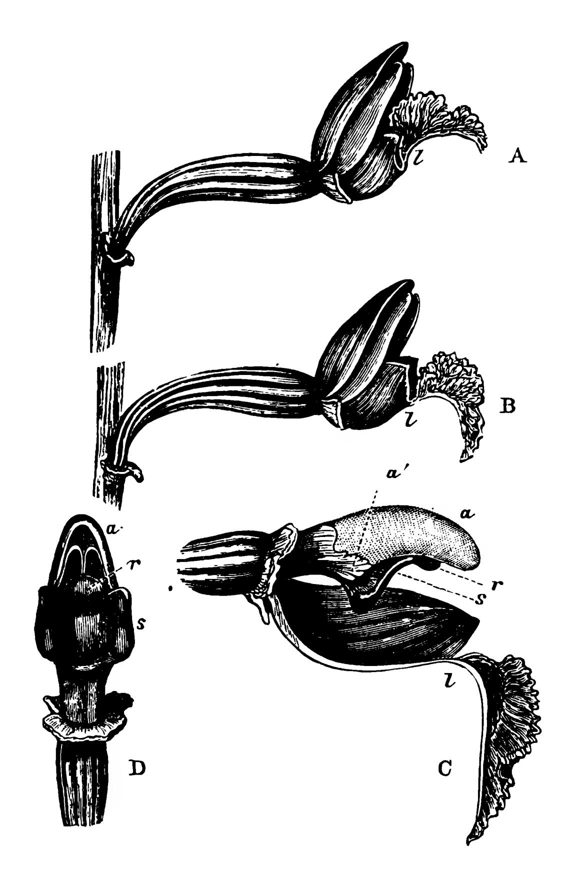


Рис. 15. *Epipactis palustris.*

a — пыльник с двумя гнездами, которые видны на дне D; *a'* — зачаточный пыльник, или ушко, о котором упоминалось в одной из предыдущих глав; *r* — клювик (rostellum), *s* — рыльце, *l* — губа цветка (labellum).

A — вид цветка сбоку в естественном положении; нижние чашелистики удалены.

B — вид цветка сбоку; концевая часть губы опущена, как бы под влиянием тяжести насекомого.

C — цветок сбоку в несколько увеличенном виде; все чашелистики и лепестки удалены, за исключением губы, у которой срезана ближайшая к зрителю сторона; можно видеть, что массивный пыльник — больших размеров.

D — колонка спереди в несколько увеличенном виде; все чашелистики и лепестки удалены; клювик несколько опущен вниз у изображенного здесь экземпляра, но он мог бы быть расположен выше и таким образом закрывал бы в большей степени пыльник.

и липкою, повидимому, даже если и не касаться ее. Эта внешняя эластическая нежная перепонка одевает клювик как бы колпачком и с внутренней стороны выстлана слоем гораздо более липкого вещества, которое, будучи выставлено на воздух, засыхает в пять-десять минут. При слабом надавливании каким-либо предметом по направлению вверх и назад, весь колпачок, с его липкой подкладкой, чрезвычайно легко снимается, и на вершине рыльца остается только маленький четырехугольный обрубок, основание клювика.

В цветочной почке пыльник стоит совершенно свободно позади клювика и рыльца; он открывается вдоль, когда цветок еще не распустился, причем обнажаются и две овальные пыльцевые массы, которые свободно лежат в своих гнездах. Пыльца состоит из шаровидных зернышек, соединенных по четыре, но не изменяющих своей формы под взаимным влиянием; а эти сложные зерна связаны вместе тонкими эластическими нитями. Нити собраны в пучки, тянущиеся продольно по средней линии передней стороны каждого поллиния, там, где он соприкасается с задней стороной самой верхней части клювика. Вследствие многочисленности этих нитей средняя линия кажется темной, и каждая пыльцевая масса обнаруживает стремление разделиться продольно на две половины. Во всех указанных отношениях замечается близкое общее сходство с поллиниями Ophreae.

Линия, где параллельные нити наиболее многочисленны, есть линия наибольшей крепости; в других местах пыльцевые массы крайне рассыпчаты, так что от них легко отламываются большие куски. В бутоне клювик слегка загнут назад и прижат к только что открывшемуся пыльнику; вышеупомянутые слегка выступающие пучки нитей прочно прикреплены к задней лопасти перепончатой покрышки клювика. Точка прикрепления лежит немного ниже вершины пыльцевых масс; но точно указать ее положение нельзя, так как оно не совсем постоянно: так, я встречал экземпляры, у которых точка прикрепления отстояла от вершины пыльцевых масс на одну пятую их длины. Эта изменчивость интересна в том отношении, что она представляет собою ступень, ведущую к строению Ophreae, у которых сросшиеся нити, или каудикулы, всегда отходят от нижних концов пыльцевых масс. После того, как поллинии прочно прикрепятся при помощи нитей к задней стороне клювика, последний немного наклоняется вперед, и вследствие этого поллинии отчасти извлекаются из гнезд пыльника. Верхний конец пыльника образует тупая, плотная верхушка, которая не заключает в себе пыльцы; эта тупая верхушка слегка выдается над передней стороною клювика, что, как мы увидим в дальнейшем, имеет важное значение.

Цветы отходят от стебля почти горизонтально (фиг. А). Губа, как это видно на рисунке, имеет любопытную форму: дистальная половина, которая выступает дальше других лепестков и представляет превосходную посадочную площадку для насекомых, соединяется с основною половиною узким сочленением и в естественном положении (фиг. А) немного обращена вверх, так что ее края заходят за края основной части. Сочленение настолько гибко и эластично, что даже муха своею тяжестью, как сообщает мне м-р Мор, опускает дистальную часть. На фиг. В она и представлена в таком состоянии; но когда тяжесть удалена, она мгновенно поднимается и принимает прежнее положение (фиг. А) и своими своеобразными срединными гребнями отчасти закрывает

вход в цветок. Базальная часть губы образует чашу, которая в надлежащее время наполняется нектаром.

Теперь посмотрим, как действуют все эти части, которые мне необходимо было описать в отдельности. Когда я впервые исследовал эти цветки, я был поставлен в большое затруднение: поступая так, как я сделал бы с настоящим Orchis, я слегка надавливал сверху вниз на выпуклый клювик, отчего он легко разрывался; при этом извлекалось немного липкого вещества, но поллинии оставались в своих помещениях. Когда я стал размышлять над строением цветка, мне пришло в голову, что насекомое, влезая в цветок с целью высосать нектар, должно будет отогнуть дистальную половину губы и, следовательно, не коснется клювика, но что, находясь внутри цветка, оно почти непременно будет вынуждено, вследствие поднятия этой дистальной половины губы, подняться немного вверх и вылезать обратно параллельно рыльцу. Ввиду этого я слегка водил по клювику вверх и назад концом пера и другими подобными предметами, и можно было хорошо видеть, как легко снималась перепончатая покрышка клювика и как хорошо, вследствие своей эластичности, она прилегала ко всякому предмету, какую бы форму он ни имел, и как крепко прилипала она к нему благодаря липкости своей нижней поверхности. Вместе с покрышкой клювика одновременно удалялись большие массы пыльцы, прикрепленные к ней эластическими нитями.

Тем не менее пыльцевые массы уносились не с такою полнотою, как в тех случаях, когда их естественным образом удаляли насекомые. Я проделывал этот опыт над дюжинами цветков и всегда с таким же несовершенным результатом. Тогда мне пришло на мысль, что насекомое, выбираясь задом из цветка, по необходимости должно задевать какою-нибудь частью тела тупой и выдающийся верхний конец пыльника, выступающий над рыльцевой поверхностью. Соответственно этому, я так держал кисточку, что в то время, когда я водил ею вверх по клювику, я задевал тупой сплошной конец пыльника (см. фиг. C); это сразу освобождало поллинии, и они вынимались в неповрежденном виде. Наконец-то я уяснил себе механизм цветка.

Крупный пыльник расположен выше и позади рыльца, образующего с ним угол (фиг. C), так что поллинии, вытащенные насекомым, должны прилипнуть к его головке или телу в положении, приноровленном к тому, чтобы пыльцевые массы коснулись покатой рыльцевой поверхности при посещении другого цветка. Потому-то здесь, как и у других Neotteae, не замечается наклонения поллиниев, столь обычного у Ophreae. Когда насекомое, с прилипшими к его спинке или головке поллиниями, проникает в другой цветок, легкое отгибание вниз дистальной части губы, по всей вероятности, играет важную роль, ибо пыльцевые массы крайне рассыпчаты, и если бы они задели края лепестков, то потерялось бы много пыльцы; но так как дистальная часть губы опускается, то образуется свободный проход, и липкое рыльце, с расположенною впереди выдающейся нижней частью, естественно окажется первым предметом, которого коснутся пыльцевые массы, торчащие на головке или на спинке насекомого. Могу прибавить, что в большом числе цветочных колосьев огромное большинство поллиниев было начисто унесено естественным образом.

Чтобы удостовериться, был ли я прав в своем предположении относительно важности дистальной сочлененной части губы в процессе

опыления цветков, я попросил м-ра Мора отрывать эту часть у некоторых молодых цветков и помечать их. Он произвел опыт над одиннадцатью цветками, из которых три не произвели семенных коробочек; но это могло произойти случайно. Из восьми образовавшихся коробочек две содержали столько же семян, сколько и коробочки с неизуродованных цветков того же растения; но остальные шесть содержали гораздо меньше семян. Бо́льшая часть семян была хорошо развита. Эти опыты, насколько они доказательны, подтверждают взгляд, согласно которому дистальная часть губы важна в том отношении, что заставляет насекомых проникать в цветки и выбираться из них наилучшим для опыления цветков способом.

Со времени появления первого издания настоящей книги, мой сын Уильям наблюдал для меня этот Epipactis на острове Уайт. Пчелы являются, повидимому, главными посредниками при опылении, так как он видел их приблизительно на двадцати цветках, и у многих на передней части головы, как раз над верхними челюстями, прилипли пыльцевые массы. Я предполагал, что насекомые всегда влезают в цветок; но пчелы слишком велики для этого; они всегда, при высасывании нектара, цеплялись за дистальную сочлененную часть губы, оттягивая ее при этом книзу. Вследствие эластичности этой части губы и свойственного ей стремления подскакивать кверху, пчелы, оставляя цветки, казалось, летели несколько вверх, и это благоприятствовало (раньше было объяснено, каким именно образом) полному удалению пыльцевых масс с таким же успехом, как если бы насекомые выбирались из цветка вверх.

Может быть, движение вверх не во всех случаях так необходимо, как я предполагал, ибо, судя по способу, каким пыльцевые массы прилипали к пчелам, задняя часть их головок почти неизбежно должна была прижиматься к тупому плотному концу пыльника и приподнимать его, освобождая таким образом пыльцевые массы. Кроме пчел, и другие насекомые посещают эти цветки. Мой сын видел несколько больших мух (*Sarcophaga carnosa*), посещавших их, но они не проникают в цветки так искусно и правильно, как пчелы; тем не менее, у двух ко лбам прилипли пыльцевые массы. Было замечено несколько и других, меньших мух (*Coelopa frigida*), проникавших в цветки и покидавших их, с поллиниями, прилипшими довольно неправильно к спинной поверхности груди. Три или четыре различных вида Hymenoptera (один малого размера — *Crabro brevis*) также летали на эти цветки; и у трех из этих Hymenoptera к спинкам прилипли пыльцевые массы. Наблюдались также и другие, еще меньшие, Diptera, Coleoptera и муравьи, высасывавшие нектар; но эти насекомые, повидимому, были слишком малы, чтобы унести пыльцевые массы. Весьма любопытно, что некоторые из названных выше насекомых посещали цветки, ибо м-р Ф. Уокер сообщает мне, что Sarcophaga часто посещает разлагающиеся животные вещества, а Coelopa летает на морские водоросли и лишь иногда садится на цветки. Точно так же и Crabro, как сообщает мне м-р Смит, собирает маленьких жучков (Holticae) для снабжения своего гнезда провизией. Ввиду большого количества видов насекомых, посещающих этот Epipactis, представляется замечательным, что сын мой, три раза в течение нескольких часов наблюдавший за сотнями экземпляров этого растения, не заметил, чтобы хотя один шмель прилетел на цветок, а между тем много их летало кругом.

Epipactis latifolia.— Этот вид похож на предыдущий во многих отношениях. Впрочем, клювик значительно дальше выступает вперед над передней поверхностью рыльца, а тупой верхний конец пыльника выдается меньше. Липкое вещество, выстилающее эластический колпачок клювика, высыхает медленнее. Верхние лепестки и чашелистики распростираются шире, чем у *E. palustris*: дистальная часть губы меньше и прочно соединена с базальной частью (рис. 16), так что не обладает гибкостью и эластичностью; она, очевидно, служит только посадочной площадкой для насекомых. Для опыления этого вида требуется только одно: чтобы насекомое толкнуло по направлению вверх и назад сильно



Рис. 16. *Epipactis latifolia.*

Вид цветка сбоку после удаления чашелистиков и лепестков.

a — пыльник; *r* — клювик; *s* — рыльце; *l* — губа.

выдавшийся вперед клювик, что оно и может сделать, удаляясь из цветка после того, как оно высосет обильный нектар из чаши губы. Повидимому, нет необходимости, чтобы насекомое толкнуло вверх и тупой верхний конец пыльника; по крайней мере, я нашел, что поллинии легко можно унести, просто срывая колпачок клювика движением, направленным вверх или назад.

Так как несколько экземпляров [*E. latifolia*] росло около моего дома, то я имел возможность в продолжение многих лет наблюдать здесь и в других местах способ их опыления. Хотя пчелы и шмели разных видов постоянно летали над этими растениями, однако я никогда не видел, чтобы пчела или какое-либо двукрылое насекомое посещало эти цветки; но в Германии Шпренгель поймал муху с прилипшими к ее спинке поллиниями этого растения. С другой стороны, я неоднократно видел, как обыкновенная оса (*Vespa sylvestris*) высасывала нектар из открытой чашевидной губы. При этом я видел и акт опыления, совершавшийся при помощи ос, уносивших пыльцевые массы и затем переносивших их на своих головках на другие цветки. М-р Оксенден также сообщает мне, что одна большая грядка *Epipactis purpurata* (который одни ботаники считают за отдельный вид, а другие — только за разновидность)[24] посещалась «тучами ос». Весьма замечательно, что сладкий нектар этого Epipactis не представляет привлекательности ни для какого вида пчел. Если бы осы вымерли в каком-нибудь округе, то, по всей вероятности, такая же судьба постигла бы и *Epipactis latifolia.*

Чтобы показать, насколько успешно опыляются цветки [этого растения], я могу прибавить, что в продолжение сырого и холодного лета 1860 года один из моих друзей в Суссексе исследовал пять колосьев с восемьюдесятью пятью распустившимися цветками; из них у пятидесяти трех поллинии были унесены, а у тридцати двух — были на месте; но

так как многие из последних находились прямо под цветками в стадии почек, то, почти наверное, еще большее число поллиниев было бы унесено потом. В Девоншире я нашел колос с девятью распустившимися цветками, и, за единственным исключением, поллинии везде были унесены; но в этом случае муха, которая была слишком мала для того, чтобы унести поллинии, прилипла к клювику и погибла жалким образом.

Д-р Г. Мюллер опубликовал * несколько интересных наблюдений над различием в строении и способе опыления, равно как и над промежуточными формами между *Epipactis rubiginosa*, *microphylla* и *viridiflora*. Последний вид замечателен отсутствием клювика и тем, что он регулярно самоопыляется. Самоопыление зависит здесь от того, что не связанные друг с другом пыльцевые зерна в нижней части пыльцевых масс, находясь еще в гнездах пыльника, выпускают трубочки, проникающие в рыльце, и это случается даже еще внутри почки. Однако насекомые, по всей вероятности, посещают этот вид и иногда производят скрещивание, потому что губа содержит нектар. *E. microphylla* по своему строению занимает среднее положение между *E. latifolia*, всегда опыляемой при помощи насекомых, и *E. viridiflora*, не требующей непременно такой помощи. Вся статья д-ра Г. Мюллера заслуживает внимательного изучения.

Epipogium Gmelini.[25] — Это растение, только однажды найденное в Великобритании, подробно описано в специальной статье д-ром Рорбахом.** Строение и способ опыления во многих отношениях таковы же, как и у рода Epipactis, к которому, по мнению автора, рассматриваемый род очень близок, хотя Линдли и причисляет его к Arethuseae. Рорбах видел, что цветки посещались шмелями (*Bombus lucorum*), но, повидимому, лишь немногие из них произвели коробочки.

Goodyera repens.*** — Этот род очень близок к Epipactis в отношении большинства признаков, интересующих нас. Щитовидный клювик почти четырехугольный и выдается вперед над рыльцем; по обеим сторонам он поддерживается покатыми боками, начинающимися от верхнего конца рыльца, приблизительно так же, как у Spiranthes, к которому мы потом перейдем. Поверхность выдающейся части клювика шероховата, и когда она суха, то можно видеть, что она состоит из клеточек; она нежна, и если ее слегка проколоть, то выступает немного молочной липкой жидкости; снизу она выстлана слоем очень липкого вещества, которое быстро твердеет на открытом воздухе. Поверхность выдающейся части клювика, если слегка провести по ней снизу вверх, легко отделяется, и вместе с нею удаляется и полоска перепонки, к задней части которой прикреплены поллинии. Покатые бока, которыми поддерживается клювик, при этом не удаляются, но остаются, выдаваясь в виде вилки, и скоро увядают. Пыльник сидит на широкой удлиненной нити; и эта нить по ту и по другую сторону соединяется перепонкой с краями рыльца, образующего несовершенную чашу, или клинандрий (clinandrium). Гнезда пыльника раскрываются еще в почке, и пыльцевые массы прикрепляются своими передними сторонами, как раз

* H. Müller, «Verhandl. d. Nat. Ver. f. Westfal», Jahrg. XXV, III серия, т. V, стр. 7—36.

** Rohrbach, «Ueber den Blüthenbau von Epipogium» и пр., 1866. См. также Irmisch, «Beiträge zur Biologie der Orchideen» 1853, стр. 55.

*** Экземпляры этой редкой высокогорной орхидеи любезно присланы были мне преподобным Дж. Гордоном из Элджина [Шотландия].

под верхушками, к задней стороне клювика. Наконец, гнезда раскрываются настолько широко, что поллинии почти совершенно обнажаются и лишь отчасти защищаются перепончатой чашей, или клинандрием. Каждый поллиний отчасти разделен вдоль; пыльца соединена в пакетики почти треугольной формы, заключающие в себе множество сложных зерен, из которых каждое состоит из четырех пыльцевых зерен; эти пакетики соединяются вместе при помощи крепких эластических нитей, которые сходятся верхними концами и образуют одну плоскую бурую эластическую тесемку, обрезанный конец которой прикреплен к задней стороне клювика.

Поверхность округлого рыльца очень липкая, что и необходимо для того, чтобы чрезвычайно крепкие нити, связывающие пакетики пыльцы, могли быть разорваны. Губа отчасти разделена на две половины; концевая часть отогнута назад; основная часть чашеобразная и наполнена нектаром. Проход между клювиком и губою в молодом цветке узок; но в зрелом колонка отодвигается назад дальше от губы, так что насекомые, с прилипшими к их хоботкам поллиниями, могут свободнее проникать внутрь цветков. Во многих из полученных мною цветков поллинии были унесены и вилообразные боковые подпорки клювика отчасти завяли. М-р Р. Б. Томсон сообщает мне, что в северной Шотландии он видел много шмелей (*Bombus pratorum*) с прилипшими к их хоботкам пыльцевыми массами, прилетавших на цветки [*G. repens*]. Этот вид растет также в Соединенных Штатах; профессор Аза Грей * подтверждает мое описание его строения и способы опыления,— описание, которое приложимо также и к другому, совершенно отличному виду, а именно к *Goodyera pubescens*.

Goodyera представляет собою интересное связующее звено между несколькими весьма различными формами. Ни у какого другого представителя Neotteae, которых я наблюдал, не замечается такого приближения к образованию настоящей каудикулы;** любопытно также, что только у этого рода пыльцевые зерна соединяются в большие пакетики, как у Ophreae. Если бы эти образующиеся каудикулы были прикреплены к нижним концам поллиниев (в действительности они прикреплены немного пониже их вершин), то поллинии были бы почти тождественны с поллиниями настоящего Orchis'а. В том обстоятельстве, что клювик поддерживается двумя покатыми боками, которые увядают по удалении липкого диска, в существовании перепончатой чаши, или клинандрия, между рыльцем и пыльником и в некоторых других отношениях мы имеем ясные признаки сродства с Spiranthes. В том,

* Asa Gray, «Americ. Journal of Science», т. XXXIV, 1862, стр. 427. Относительно этого растения и Spiranthes я прежде думал, что губа отодвигается от колонки, чтобы облегчить доступ насекомым, но проф. Грей убежден, что движется колонка.

** У чужеземного вида *Goodyera discolor*,[26] присланного мне м-ром Бетменом, поллинии по своему строению еще больше приближаются к поллиниям Ophreae, потому что они продолжаются в виде длинных каудикул, формою напоминающих каудикулы Orchis. Каудикула здесь образуется из пучка эластических нитей, к которым прикреплены очень маленькие и тонкие пакетики пыльцевых зерен, расположенные, подобно черепице, один над другим. Две каудикулы соединяются вместе близ оснований, где они прикреплены к кружочку перепонки, покрытому липким веществом. Судя по малому размеру и крайней тонкости пакетиков пыльцы у оснований поллиниев и по прочному соединению их с нитями, я думаю, что они не функционируют; а если так, то эти продолжения поллиниев суть настоящие каудикулы.

что пыльник имеет широкую нить, мы видим сходство с Cephalanthera. Строением клювика, за исключением покатых боков, и формою губы Goodyera походит на Epipactis. Goodyera, по всей вероятности, показывает нам состояние органов, существовавшее в группе орхидей, которые теперь по большей части вымерли, но которые являются родоначальниками многих ныне живущих потомков.

Spiranthes autumnalis.— Эта орхидея, носящая изящное имя «дамские локоны», представляет некоторые интересные особенности.* Клювик ее в виде длинного, тонкого, плоского выступа соединяется с вершиною рыльца покатыми заплечиками. Посредине клювика можно видеть какой-то узкий вертикальный темный объект (рис. 17, C), окаймленный и покрытый прозрачной перепонкой. Назовем этот темный объект «ладьевидным диском». Он образует среднюю часть задней поверхности клювика и состоит из узкой полоски наружной перепонки в измененном состоянии. Если отделить его от тех частей, к которым он прикреплен, то можно видеть, что его верхушка заострена (фиг. E), а нижний конец закруглен; он слегка согнут, так что в общем походит на лодку или пирогу (canoe). Он немного больше $^{4}/_{100}$ дюйма в длину и меньше $^{1}/_{100}$ в ширину. Он почти негнущийся и кажется волокнистым, но в действительности состоит из продолговатых и утолщенных клеточек, отчасти слившихся между собою.

Эта лодочка, стоящая вертикально на своей корме, наполнена густой, молочной, чрезвычайно клейкой жидкостью, которая, будучи выставлена на воздух, быстро темнеет и по прошествии приблизительно одной минуты совершенно твердеет. Любой предмет в четыре или пять секунд хорошо приклеивается к лодочке, и когда цемент затвердеет, то прикрепление бывает удивительно прочным. Прозрачные бока клювика состоят из перепонки, которая прикреплена сзади к краям лодочки и загибается спереди, образуя переднюю поверхность клювика. Таким образом, эта загнутая перепонка покрывает, подобно палубе, груз липкого вещества внутри лодочки.

На передней стороне клювика, над срединою лодочки, находится легкая продольная бороздка, одаренная замечательною раздражимостью, потому что, если коснуться ее очень легонько иглою или положить вдоль нее щетинку, бороздка мгновенно расщепляется по всей длине, и наружу выступает немного молочной липкой жидкости. Этот процесс не является механическим и не зависит просто от внешнего насилия. Щель тянется по всей длине клювика, от рыльца до вершины; на вершине щель раздвояется и идет вниз по спинной стороне клювика с той и другой стороны и вокруг кормы ладьевидного диска. Таким образом, после этого разрыва ладьевидный диск лежит совершенно свободно, вставленный в вилку клювика. Образование щели, очевидно, никогда не происходит само собою. Я покрывал растение сеткой, и после того, как пять цветков вполне распустились, я держал их так в течение недели: потом я исследовал их клювики, и ни на одном из них не было щели, между тем как на окружающих непокрытых колосьях, на которые почти наверное прилетали насекомые и касались их, на клювиках появились щели, хотя они были открыты только в продолжение двадцати

* Я обязан д-ру Баттерсби из Торквея и м-ру А. Г. Мору из Бембриджа за присылку экземпляров этого растения. Впоследствии я исследовал многие живые экземпляры.

четырех часов. Действие паров небольшого количества хлороформа в течение двух минут вызывает образование щели клювика; то же самое, как мы потом увидим, бывает и у некоторых других орхидей.

Если приложить щетинку на две или три секунды к бороздке клювика, вследствие чего перепонка разорвется, то липкое вещество внутри ладьевидного диска, находящееся близ самой поверхности и, конечно, слегка выступающее наружу, почти наверное прилепит диск по длине к щетинке, вместе с которой он и вынется потом. Когда диск, с прикрепленными к нему поллиниями, будет удален, то две боковые части

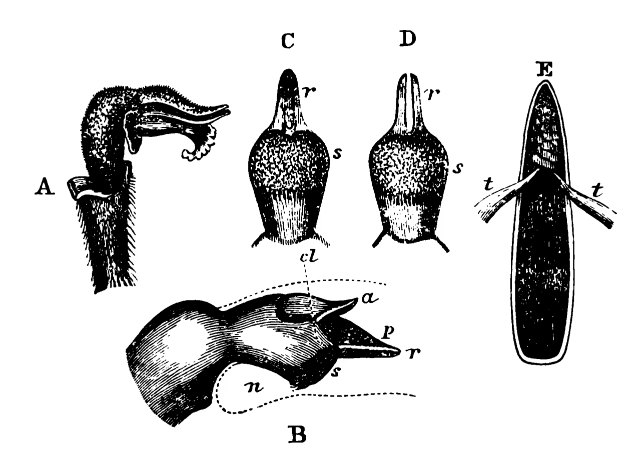


Рис. 17. *Spiranthes autumnalis.*

a — пыльник, *p* — пыльцевые массы, *t* — нити пыльцевых масс, *cl* — край клинандрия, *r* — клювик, *s* — рыльце, *n* — приемник для нектара.

А — вид цветка сбоку в естественном положении; удалены только два нижние чашелистика; губу можно узнать по ее фестончатому загнутому концу.

В — зрелый цветок сбоку, в увеличенном виде, после удаления всех лепестков и чашелистиков; положение губы и верхнего чашелистика обозначено пунктиром.

С — вид спереди на рыльце и на клювик с вставленным в него центральным ладьевидным диском.

D — то же, после удаления диска.

Е — диск, освобожденный из клювика, в сильно увеличенном виде, с задней стороны, с прикрепленными к нему эластическими нитями пыльцевых масс; пыльцевые зерна удалены.

клювика (фиг. D), которые некоторыми ботаниками описываются как два отдельных листовидных выступа, остаются и торчат, подобно вилке. Это обычное состояние цветков через день или через два после того, как они распустились и были посещены насекомыми. Вилка скоро увядает.

Пока цветок еще в бутоне, задняя сторона ладьевидного диска покрыта слоем больших закругленных клеточек, так что диск, строго говоря, не образует внешней поверхности задней стороны клювика. Эти клеточки содержат слегка липкое вещество; они остаются неизмененными (как это можно видеть на фиг. Е) у верхнего конца диска, но в точке прикрепления поллиниев они исчезают. Поэтому я пришел было к тому заключению, что, когда клеточки лопаются, находящееся в них липкое вещество служит для того, чтобы прикреплять нити поллиниев к диску; но так как у нескольких других родов, у которых

должно происходить подобное же прикрепление, я не заметил никакого следа таких клеточек, то этот взгляд может быть и ошибочен.

Рыльце расположено под клювиком и выступает вперед своей покатою поверхностью, как это можно видеть на фиг. В: нижний край его закруглен и обрамлен волосками. С той и другой стороны от краев рыльца до нити пыльника тянется перепонка (*cl*, В), образующая перепончатую чашу, или клинандрий, в которой находятся пыльцевые массы, пользующиеся здесь надежной защитой.

Каждый поллиний состоит из двух пластинок пыльцы, совершенно разобщенных на нижнем и верхнем концах, но соединенных посредине, приблизительно на полдлины, эластическими нитями. Достаточно было бы очень легкого изменения, чтобы два поллиния превратились в четыре отдельные массы, как это и бывает в роде Malaxis и у многих чужестранных орхидей. Каждая пластинка состоит из двойного слоя пыльцевых зерен, соединенных по четыре вместе, а эти четверки соединяются при помощи эластических нитей, которые многочисленнее вдоль краев пластинок и сходятся на вершине поллиния. Пластинки очень хрупки, и когда они попадают на липкое рыльце, то от них легко отламываются большие куски.

Задолго до распускания цветка гнезда пыльника, прижатые к задней стороне клювика, раскрываются в верхней части, так что заключенные в них поллинии приходят в соприкосновение с заднею стороною ладьевидного диска. Тогда выступающие наружу нити крепко прилипают к задней стороне диска, немного повыше его средины. После того гнезда пыльника раскрываются дальше вниз, и их перепончатые стенки сокращаются и темнеют, так что, когда цветок вполне распустится, верхняя часть поллиниев совершенно обнажается, а основания их остаются в небольших чашах, образуемых увядшими гнездами пыльника, и сбоку защищаются клинандрием. Таким образом, поллинии лежат очень свободно и потому легко уносятся.

Трубчатые цветки изящно расположены по спирали вокруг колоса и держатся на нем горизонтально (фиг. А). Губа венчика посредине желобчатая и снабжена отогнутым назад и фестончатым окончанием, на которое садятся пчелы; его базальные внутренние углы продолжаются в виде двух шаровидных выступов, выделяющих в изобилии нектар. Нектар скопляется (*n*, фиг. В) в маленьком вместилище в нижней части губы. Вследствие того, что нижний край рыльца и два боковых вогнутых нектарника сильно выдаются, вход в вместилище нектара очень сужен. Когда цветок только что открывается, в вместилище имеется нектар, и в этот период передняя сторона клювика, слегка бороздчатая, лежит подле самой желобчатой губы; следовательно, проход остается, но настолько узкий, что только тонкая щетинка может пройти в него. Через день или через два колонка отодвигается от губы, и насекомым предоставляется более широкий проход, что позволяет им откладывать пыльцу на поверхности рыльца. От этого легкого движения колонки безусловно зависит опыление цветка.*

* Профессор Аза Грей был настолько любезен, что исследовал для меня *Spiranthes gracilis* и *cernua* в Соединенных Штатах. Он нашел в общем такое же строение, как у нашей *S. autumnalis*, и был поражен узостью прохода в цветок. После того он подтвердил (Asa Gray, «Amer. Journ. of Science», т. XXXIV, стр. 427) мое описание строения и действия всех частей у Spiranthes, с тем лишь исключением, что, когда цветы становятся зрелыми, движение совершает не губа, как я

У большинства орхидей цветки остаются открытыми в течение некоторого времени, прежде чем насекомые посетят их; но у Spiranthes ладьевидные диски, насколько я замечал, обыкновенно уносились очень скоро после распускания цветка. Например, на вершине одного из двух последних колосьев, которые мне пришлось исследовать, были многочисленные бутоны, — только семь нижних цветков распустились и из них у шести диски и поллинии были унесены; в другом колосе распустилось восемь цветков, и во всех них поллинии были удалены. Мы видели, что только что распустившиеся цветки привлекают насекомых, так как соответствующее вместилище уже содержит нектар, и в это время клювик находится так близко к желобчатой губе, что пчела не может опустить свой хоботок, не коснувшись срединной бороздки клювика. Что это так — я убедился при помощи неоднократных опытов с щетинкой.

Таким образом, мы видим, как прекрасно приспособлено все к тому, чтобы насекомые, посещающие цветки, могли унести поллинии. Пыльцевые массы своими нитями уже прикреплены к диску, и вследствие раннего увядания гнезд пыльника они свободно подвешены внутри клинандрия, будучи, однако, защищены им. Прикосновение хоботка вызывает разрыв клювика спереди и сзади и освобождает длинный, узкий ладьевидный диск, наполненный крайне липким веществом, благодаря которому он наверняка прилипнет по длине к хоботку. Когда пчела улетит, то она наверное унесет с собою поллинии. Так как поллинии прикреплены параллельно к кружочку, то они прилипают параллельно и к хоботку. Когда цветок только что раскрывается и наилучшим образом бывает приспособлен к унесению поллиниев, губа лежит так близко к клювику, что прилипшие к хоботку насекомого поллинии никак не могут быть протиснуты в проход настолько, чтобы они достали до рыльца: они или загнутся кверху или отломятся; но мы видели, что через два или три дня колонка отгибается дальше назад и отодвигается от губы, оставляя таким образом более широкий проход. Когда я погружал поллинии, прилипшие к тонкой щетинке, в нектарное вместилище цветка, находившегося в таком состоянии (*n*, фиг. B), то любо было видеть, с какою исправностью прилипали пластинки пыльцы к липкому рыльцу. Рассматривая диаграмму B, можно видеть, что, вследствие выпячивания рыльца, вход в вместилище для нектара (*n*) находится близ нижней стороны цветка: поэтому насекомые должны погружать свои хоботки вдоль этой нижней стороны, причем для прилипших поллиниев остается свободное пространство сверху, так что пыльцевые массы могут быть просунуты до рыльца, не осыпавшись раньше. Рыльце, очевидно, выступает вперед таким образом, чтобы концы поллиниев могли коснуться его.

Поэтому у Spiranthes вновь распустившийся цветок, поллинии которого находятся в наилучшем положении для удаления их насекомыми, не может быть опылен; а зрелые цветки могут опыляться пыльцою с более молодых цветков, находящихся, как мы сейчас увидим, на другом растении. Сообразно с этим фактом рыльцевые поверхности у более старых цветков гораздо более липки, чем у молодых. Тем не менее цветок, который в только что распустившемся состоянии не посещался

прежде думал, а колонка. Он прибавляет, что расширение прохода, играющее такую важную роль в опылении цветка, «так поразительно, что мы удивляемся, как мы просмотрели его».

насекомыми, не должен неизбежно потерять бесполезно свою пыльцу потом, когда он больше распустится, потому что насекомые, погружая и вытаскивая свои хоботки, поворачивают их вперед или вверх и таким образом могут коснуться бороздки на клювике. Я подражал этому акту при помощи щетинки, и мне часто удавалось извлекать поллинии из старых цветков. Меня побудило проделать этот опыт то обстоятельство, что когда я сначала выбрал для исследования старые цветки и вводил щетинку или тонкую былинку травы прямо вниз в нектарник, то поллинии никогда не вытаскивались; но это удавалось, когда я поворачивал щетинку вперед. Цветки, у которых поллинии не удалены, так же легко могут опыляться, как и те, которые утратили их; и я видел немало цветков, у которых поллинии находились еще на своих местах, а между тем на рыльцах уже были пластинки пыльцы.

В Торквее я в течение около получаса следил за множеством этих цветков, росших вместе, и видел, как их посетили три шмеля двух видов. Одного я поймал и исследовал его хоботок: на верхней его губе (lamina), на небольшом расстоянии от конца, прилипли два полных поллиния и, кроме того, три ладьевидных диска без пыльцы; так что этот шмель унес поллинии с пяти цветков и, по всей вероятности, оставил пыльцу трех из них на рыльцах других цветков. На следующий день я наблюдал те же самые цветки в продолжение четверти часа и поймал другого шмеля за работой; к его хоботку прилипли — один вполне цельный поллиний и четыре ладьевидных диска, один над другим, показывая, таким образом, с какою точностью насекомое касалось каждый раз одной и той же части клювика.

Шмели всегда садились у основания колоса и, взбираясь спирально вверх, высасывали один цветок за другим. Мне думается, что шмели вообще действуют таким образом, когда они посещают густой колос, так как это наиболее удобный способ, — на том же основании, на каком дятел всегда взбирается вверх по дереву, отыскивая насекомых. Это наблюдение кажется не имеющим значения, но посмотрим, каков результат этого.

Предположим, что ранним утром шмель, вылетая на поиски, сел на вершине колоса; он, разумеется, унесет поллинии из самых верхних, недавно распустившихся цветков; но когда он перелетит на следующий по порядку цветок, колонка которого, по всей вероятности, еще не отодвинулась от губы (ибо это совершается медленно и очень постепенно), то пыльца будет сорвана с его хоботка и истратится бесплодно. Но природа не терпит такого расточительства. Шмель сперва направляется к самому нижнему цветку и, взбираясь спирально по колосу, не производит никакого действия на первом колосе, который он посетил, пока не достигнет верхних цветков, и тогда-то он унесет поллинии. Затем он летит на другое растение и, садясь на самый нижний и старейший цветок, в котором, вследствие большого отклонения назад колонки, образовался широкий проход, он касается поллиниями выдающегося рыльца. Если рыльце нижнего цветка надлежащим образом опылено раньше, то на его сухой поверхности останется очень мало или совсем не останется пыльцы, но на следующем же цветке, с липким рыльцем, останутся большие слои пыльцы. Потом, как скоро шмель взберется на вершину колоса, он унесет новые поллинии, полетит на нижние цветки другого растения и опылит их; таким образом, летая вокруг и увеличивая запас меда, он постоянно опыляет новые цветки и увековечивает вид нашей

Spiranthes autumnalis, которая с своей стороны будет доставлять мед будущим поколениям шмелей.

Spiranthes australis.— Этот вид, растущий в Австралии, описан и изображен м-ром Фицджеральдом.* Цветки на колосе расположены так же, как и у *S. autumnalis*, и губа с двумя железами при основании очень походит на губу нашего вида. Поэтому представляется чем-то необычайным тот факт, что м-р Фицджеральд не мог открыть даже в цветочной почке этого растения никакого следа клювика или липкого вещества. Он утверждает, что поллинии касаются верхнего рыльца и опыляют его в ранний период развития. Предохранение растения от насекомых, посредством накрывания его стеклянным колпаком, не вызвало никакой разницы в его плодовитости; м-р Фицджеральд ни разу не заметил, чтобы поллинии хоть сколько-нибудь были смещены или чтобы на поверхностях рылец была пыльца, хотя он исследовал много цветков.

Таким образом, здесь мы имеем дело с видом, самоопыляющимся с такою же правильностью, как и *Ophrys apifera*. Тем не менее было бы желательно удостовериться, посещают ли когда-либо насекомые эти цветки, которые, как можно предполагать, выделяют нектар, так как железы имеются налицо; необходимо было бы исследовать также и самих насекомых, чтобы узнать наверное, что пыльца не прилипает ни к какой части их телец.

Listera ovata, или *двулистник.*— Эта орхидея одна из самых замечательных во всем этом отряде растений. Строение и действие клювика были предметом ценной статьи в «Philosophical Transactions», принадлежащей д-ру Гукеру,** который подробно и, разумеется, правильно описал его любопытное строение; однако он не обратил внимания на участие, принимаемое насекомыми в опылении цветков. Шпренгелю хорошо была известна важность посредничества насекомых, но он не понял строения и функции клювика. Клювик — крупный, тонкий или листовидный, выпуклый спереди и вогнутый сзади, с острою верхушкою, слегка полою на той и другой стороне; он образует свод над рыльцевой поверхностью (рис. 18, A, *r*, *s*). Внутри он подразделен продольными перегородками на ряд камер (loculi), содержащих липкое вещество и обладающих способностью с силою выталкивать его. Эти камеры обнаруживают следы своего первоначального клеточного строения. Подобное строение не встречалось мне ни в каком другом роде орхидей, кроме близко родственной Neottia. Пыльник, расположенный позади клювика и защищенный сильно расширенной верхушкой колонки, открывается еще внутри почки. Когда цветок вполне распустится, то поллинии оказываются совершенно свободными, поддерживаемые сзади гнездами пыльника и прилегая спереди к вогнутой задней стороне клювика, причем их верхние заостренные концы покоятся на его гребне. Каждый поллиний почти разделен на две массы. Пыльцевые зерна соединяются вместе обычным образом при помощи эластических нитей; но эти нити слабы, и большие массы пыльцы легко могут отламываться. Когда цветок долгое время остается открытым, то пыльца становится более рассыпчатой. Губа очень удлинена, сужена при основании и наклонена вниз, как это изображено на рисунке; на ее верхней половине,

* Fitzgerald, «Australian Orchids», ч. II, 1876.
** Hooker, «Philosophical Transactions», 1854, стр. 259.

выше раздвоенной части, тянется посредине продольная бороздка, края которой выделяют много нектара.

Как только цветок распустится, то стоит только слегка коснуться гребня клювика, как мгновенно выступает крупная капля липкой жидкости; и эта капля, как доказал д-р Гукер, составляется из соединения двух капель, выступающих из двух углублений, находящихся по ту и по другую сторону центра. Хорошим доказательством этого последнего факта послужили несколько экземпляров, сохранявшихся в слабом винном спирте: липкое вещество при этом выступало, очевидно, медленно, и образовывались две отдельные маленькие шарообразные капельки затвердевшего вещества, прикрепленные к обоим поллиниям. Сначала жидкость бывает слегка непрозрачной, молочной, но, при выставлении на воздух менее чем на секунду, на ее поверхности появляется пленка, а через две или три секунды вся капля засыхает, принимая вскоре пурпурно-коричневый оттенок. Чувствительность клювика настолько сильна, что достаточно прикосновения тончайшего человеческого волоса, чтобы вызвать выдавливание жидкости. Оно происходит и под водою. Действие паров хлороформа приблизительно в течение одной минуты также вызывало извержение, но пары серного эфира не оказывали такого влияния, хотя один цветок был подвергнут на пять, а другой на двадцать минут действию сильной дозы. Клювик обоих этих цветков, когда потом прикасались к нему, обычным образом извергал жидкость, так что чувствительность его ни в том, ни в другом случае не утрачивалась. Липкая жидкость, при сдавливании ее между двумя пластинками стекла, пока она еще не затвердела, оказывается бесструктурной, но она имеет сетчатый вид, может быть, вследствие присутствия шариков более густой жидкости, погруженных в менее густую. Так как заостренные кончики поллиния лежат на гребне клювика, то они всегда попадают в выступившую каплю: мне ни разу не пришлось видеть, чтобы этого не случилось. Выдавливание жидкости происходит настолько быстро и сама она так липка, что, как бы быстро мы ни коснулись клювика иглою, трудно сделать это без того, чтобы не удалить поллиниев. Поэтому, если принести домой в руке пучок этих цветов, некоторые из чашелистиков и лепестков, почти наверно, коснутся клювика и вытащат поллинии, причем получается ошибочное впечатление, будто эти последние были выброшены на известное расстояние.

После того, как гнезда пыльника раскроются и обнаженные поллинии окажутся лежащими на вогнутой задней стороне клювика, этот последний немного нагибается вперед, а пыльник, может быть, несколько отклоняется назад. Это движение имеет очень важное значение; если бы этого не было, то конец пыльника, внутри которого находятся поллинии, был бы захвачен выступившим липким веществом, поллинии были бы заперты навсегда и сделались бы бесполезными. Однажды мне попался поврежденный цветок, который был помят и выбросил липкую жидкость, прежде чем распустился вполне, и пыльник с заключенными в нем пыльцевыми массами прилип неподвижно к гребешку клювика. Клювик, который от природы несколько нависает в виде арки над рыльцем, в момент извержения наклоняется вперед и вниз, так что образует прямой угол (фиг. B) с поверхностью рыльца. Поллинии, если они не уносятся предметом, прикосновение которого вызывает извержение, крепко прилипают к клювику и благодаря его движению и сами немного подвигаются вперед. Если затем их нижние концы освободить

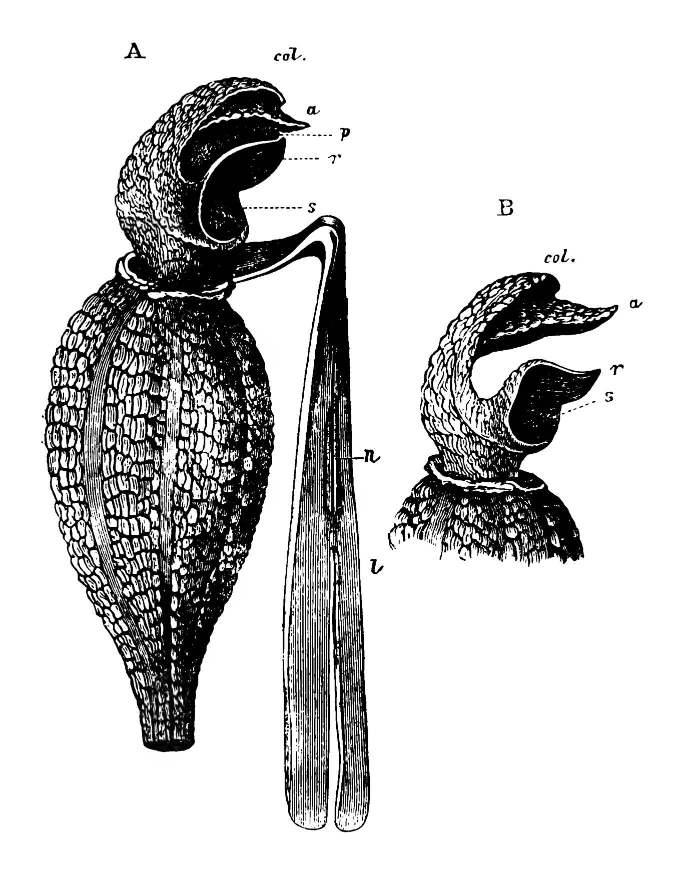


Рис. 18. *Listera ovata.*

(Рисунок отчасти заимствован у Гукера).

col — **вершина колонки,** *a* — **пыльник,** *p* — **пыльца,** *r* — **клювик,** *s* — **рыльце,** *l* — **губа,** *n* — **бороздка, выделяющая нектар.**

А — вид цветка сбоку после удаления всех чашелистиков и лепестков, за исключением губы.

В — то же, после удаления поллиниев; клювик изогнут, как это бывает после выбрасывания липкого вещества.

при помощи иголки из гнезд пыльника, они мгновенно приподнимаются кверху; но вследствие этого движения они не попадут на рыльце. В течение нескольких часов или дня клювик не только возвращается мало-помалу к своему первоначальному слегка изогнутому положению, но даже становится совершенно прямым и параллельным рыльцевой поверхности. Это обратное движение клювика имеет полезное значение, ибо если бы после извержения жидкости он остался навсегда выступающим под прямым углом над рыльцем, то пыльца не могла бы быть оставлена насекомыми на липкой рыльцевой поверхности. Когда прикосновение к клювику столь быстро, что поллинии не уносятся, они, как я только что сказал, подвигаются немного вперед; но последующее обратное движение клювика снова оттесняет их назад, возвращая им первоначальное положение.

Приведенное выше описание дает нам возможность смело заключить, как совершается опыление этой орхидеи. Небольшие насекомые садятся на губу ради нектара, обильно выделяемого ею; поглощая его, они медленно ползут вверх по ее суживающейся поверхности, пока их головки не окажутся прямо под нависшим в виде свода гребнем клювика; приподнимая свои головки, они касаются гребня; тогда последний выбрасывает жидкость, и поллинии мгновенно и крепко прилипают к их головкам. Улетая, насекомое уносит поллинии, переносит их на другой цветок и оставляет там массы рассыпчатой пыльцы на липком рыльце.

Для того чтобы увидеть собственными глазами то, в чем я был заранее уверен, я в три приема следил по часу за одной группою растений; каждый раз я видел много экземпляров двух маленьких перепончатокрылых насекомых, а именно Haemiteles и Cryptus, летавших вокруг растений и поглощавших нектар. У большинства цветков, на которые насекомые прилетали по нескольку раз, поллинии были уже унесены; но, наконец, я заметил, как оба эти вида насекомых пробирались в более молодые цветки и скоро удалялись с парою светложелтых поллиниев, прилипших к передней части их головок. Я поймал их и нашел, что точкою прикрепления служил внутренний край глаза; на другом глазу одного экземпляра был комочек затвердевшей липкой материи, доказывавший, что раньше насекомое унесло другую пару поллиниев и, по всей вероятности, оставило их потом на рыльце цветка. Так как эти насекомые были пойманы, то я не мог наблюдать акт опыления; но Шпренгель видел, как одно перепончатокрылое насекомое оставило пыльцевую массу на рыльце. Мой сын следил за другою грядкою этой орхидеи, отстоявшей на несколько миль, и принес мне домой тех же самых перепончатокрылых насекомых с прилипшими поллиниями; он видел также, что на цветки прилетали двукрылые. Он был поражен количеством паутины, протянутой над этими растениями; пауки были как бы осведомлены о том, насколько эта Listera привлекательна для насекомых.

Чтобы показать, какого легкого прикосновения достаточно, чтобы заставить клювик извергнуть жидкость, я могу упомянуть следующий факт. Я нашел очень маленькое перепончатокрылое насекомое, которое тщетно пыталось вырваться из цветка: его головка, вследствие затвердевания липкого вещества, была прочно прикреплена к гребню клювика и к концам поллиниев. Насекомое было меньше каждого из поллиниев, и, вызвав извержение липкой жидкости, оно не в состоянии

было унести пыльцевые массы; таким образом оно было наказано за то, что взялось за непосильную работу, погибнув жалким образом.

У Spiranthes молодые цветки, поллинии которых находятся в условиях, как нельзя более благоприятных для удаления их насекомыми, совсем не могут опыляться: они должны сохранять свою девственность до тех пор, пока не станут немного старше и колонка не отодвинется от губы. Здесь та же самая цель достигается совершенно иным способом. Рыльца более старых цветков гораздо более липки, чем рыльца молодых. Поллинии последних готовы к тому, чтобы быть удаленными насекомыми; но тотчас же после того, как клювик извергнет липкую жидкость, он заворачивается вперед и вниз и таким образом на некоторое время предохраняет рыльце; но он снова медленно выпрямляется, и тогда зрелое рыльце свободно выставляется наружу, готовое к опылению.

Я желал узнать, будет ли клювик извергать жидкость, если его совсем не касаться; но удостовериться в этом оказалось трудным, так как цветки в высшей степени привлекательны для насекомых, и едва ли есть возможность устранить очень мелких насекомых, прикосновения которых достаточно, чтобы вызвать извержение. Несколько экземпляров растения [*L. ovata*] было покрыто сеткой и оставлено в таком положении, пока окружающие растения не образовали коробочек; оказалось, что клювик у большинства покрытых цветков не изверг жидкости, хотя их рыльца увяли, а пыльца оказалась заплесневелой и неспособной к удалению. Однако немногие очень старые цветки, когда я грубо касался их, еще оказывались способными к слабому извержению. Другие цветки под сеткой извергали жидкость, и у них концы поллиниев прилипли к гребню клювика; но касались ли их какие-нибудь маленькие насекомые, или они производили извержение сами собою, определить было невозможно. Должно заметить, что, несмотря на тщательный осмотр, я не нашел на рыльцах этих цветков ни одного пыльцевого зерна, и их завязи не набухли. В течение следующего года я опять покрыл несколько растений сеткой и нашел, что клювик потерял способность извергать жидкость приблизительно через четыре дня, причем липкое вещество в камерах (loculi) клювика потемнело. Погода в то время была чрезвычайно жаркая, и это, вероятно, ускорило процесс. По прошествии четырех дней пыльца сделалась очень рассыпчатой, и немного ее упало на оба угла и даже на всю поверхность рыльца, которая и была пронизана пыльцевыми трубочками. Но разбрасыванию пыльцы в большой степени содействовало (а может быть, оно и всецело зависело от этого) присутствие трипсов,— насекомых столь мелких, что от них нельзя защититься никакою сеткой,— в изобилии находившихся на цветках. Таким образом, это растение способно к самоопылению в тех случаях, когда доступ крылатых насекомых предотвращен; но я имею основание думать, что в естественном состоянии это случается очень редко.

Что насекомые исправно выполняют свою работу по перекрестному опылению, доказывается следующими примерами. В молодом колосе со многими нераспустившимися бутонами семь верхних цветков еще сохраняли свои поллинии, но последние были унесены у десяти нижних цветков, и на рыльцах шести из них была пыльца. В двух колосках, взятых вместе, у двадцати семи нижних цветков поллинии были унесены, и на рыльцах была пыльца; за ними следовали пять распустившихся

цветков, у которых поллинии не были унесены, и пыльцы на рыльцах не было; а затем следовали восемнадцать бутонов. Наконец, в одном старом колосе с сорока четырьмя вполне распустившимися цветками поллинии были унесены из всех до одного цветков, и на всех рыльцах, которые я исследовал, находилась пыльца, и обыкновенно в большом количестве.

Повторяю вкратце описание различных специальных приспособлений для опыления, наблюдаемых у этого растения. Гнезда пыльника открываются рано, освобождая пыльцевые массы, которые оказываются защищенными вершиною колонки, в то время как их концы покоятся на вогнутом гребне клювика. Потом клювик медленно наклоняется над рыльцевой поверхностью так, что его гребень, извергающий липкую жидкость, помещается в некотором отдалении от вершины пыльника; и это крайне необходимо, так как иначе эта вершина была бы захвачена липким веществом и пыльца навсегда была бы заперта. Изогнутость клювика над рыльцем и над основанием губы отлично приспособлена к тому, чтобы доставить насекомому возможность коснуться головкою гребня, когда оно поднимет голову после того, как взберется на губу и высосет последнюю каплю нектара. Губа, как заметил Шпренгель, становится более узкой в том месте, где она прикрепляется к колонке под клювиком, и этим устраняется возможность для насекомого уклониться слишком в ту или другую сторону. Гребень клювика обладает такою необычайною чувствительностью, что прикосновение самого маленького насекомого вызывает в нем разрыв в двух точках, причем мгновенно выступают две капли липкой жидкости, которые соединяются в одну. Эта липкая жидкость твердеет с такою поразительною быстротою, что концы поллиниев, лежащих как раз на гребне клювика, лишь очень редко не успевают приклеиться при ее помощи к передней части головки прикасающегося насекомого. Как только клювик извергнет жидкость, он внезапно наклоняется вниз, так что выступает под прямым углом над рыльцем, защищая его от опыления в слишком раннем возрасте, подобно тому, как рыльца молодых цветков Spiranthes защищаются губою, обхватывающею колонку. Но как у Spiranthes колонка затем отодвигается от губы, оставляя свободный проход для введения поллиниев, так и здесь клювик отодвигается назад и не только принимает прежнее дугообразно изогнутое положение, но и выпрямляется, вследствие чего доступ к рыльцевой поверхности, которая стала теперь более липкой, делается совершенно свободным, и пыльца может быть оставлена на нем. Пыльцевые массы, раз приставши ко лбу насекомого, останутся прикрепленными к нему, пока они не придут в соприкосновение с рыльцем зрелого цветка; тогда это бремя снимется с них благодаря разрыву слабых эластических нитей, которыми связаны между собою пыльцевые зерна, и цветок в то же время опылится.

Listera cordata. — Профессор Дикки из Абердина был так любезен, что прислал мне (к сожалению, немножко поздно по времени года) две коллекции экземпляров [этого вида]. Цветы в существенных чертах имели то же самое устройство, как и у предыдущих видов. Камеры (loculi) клювика совершенно раздельны. Из средины гребня клювика выступают два или три маленьких волосистых шипика; но мне неизвестно, имеют ли они какое-нибудь функциональное значение. Губа имеет две основные лопасти (следы которых можно видеть у *Listera ovata*), загнутых кверху с той и с другой стороны и принуждающих насекомое

приближаться к клювику прямо спереди. В двух из этих цветков поллинии крепко прилипли к гребню клювика; но почти во всех других поллинии раньше были унесены насекомыми.

В следующем году проф. Дикки наблюдал цветки на живых растениях, и он сообщил мне, что когда пыльца созреет, то гребень клювика поворачивается к губе, и что при малейшем прикосновении тотчас же выдавливается наружу липкое вещество и поллинии прилипают к прикасающемуся предмету; после извержения [клейкого вещества] клювик наклоняется вниз, защищая таким образом девственную рыльцевую поверхность; потом он поднимается, оставляя неприкрытым рыльце; так что здесь все происходит так же, как это было описано мною у *Listera ovata*. Цветки посещаются мелкими Diptera и Hymenoptera.

Neottia nidus-avis. — Я произвел многочисленные наблюдения над этим растением, носящим название «Птичьего гнезда»,* но не стоит излагать их здесь, так как действие и строение всех частей почти тождественно с тем, что мы видели у *Listera ovata* и *cordata*. На гребне клювика есть около шести маленьких шероховатых местечек, повидимому, особенно чувствительных к прикосновению, которое влечет за собою извержение липкого вещества. Это явление не прекращалось, когда я касался клювика, который предварительно был подвергнут действию паров серного эфира в течение двадцати минут. Губа выделяет много нектара, о чем я упоминаю, однако, с осторожностью, потому что в продолжение одного холодного и сырого лета я искал много раз и не мог заметить ни одной капли, так что был поражен отсутствием какой-либо видимой приманки для насекомых; однако если бы я поискал повнимательнее, то, может быть, и нашел бы.

Цветы, должно быть, часто посещаются насекомыми, потому что на одном большом колосе поллинии были унесены из всех цветков. Другой необыкновенно прекрасный колос, присланный мне Оксенденом из Южного Кента, заключал в себе сорок один цветок и произвел двадцать семь больших семенных коробочек и несколько маленьких. Доктор Г. Мюллер из Липштадта сообщает мне, что он видел двукрылых насекомых, высасывавших нектар и уносивших поллинии.

Пыльцевые массы походят на пыльцевые массы у Listera тем, что состоят из совокупности пыльцевых зерен, соединенных вместе немногими слабыми нитями; отличаются они тем, что здесь они гораздо более рассыпчаты. По прошествии немногих дней они разбухают и нависают над боками и верхушкой клювика, так что если коснуться клювика довольно старого цветка и тем вызвать извержение [липкой жидкости], пыльцевые массы не так ловко будут захвачены на концах, как у Listera. Таким образом, большое количество рассыпчатой пыльцы часто остается в гнездах пыльника и, очевидно, пропадает даром. Несколько растений были защищены сеткой от посещения крылатых насекомых, и по прошествии четырех дней клювики почти совершенно потеряли свою чувствительность и способность извергать жидкость. Пыльца сделалась чрезвычайно рассыпчатой и во всех цветках много ее упало на рыльца, которые и были пронизаны пыльцевыми трубочками.

* Это, необыкновенно болезненное на вид, растение обыкновенно считалось паразитирующим на корнях деревьев, под тенью которых оно живет; но, по наблюдениям Ирмиша (I r m i s c h, «Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen», 1853, стр. 25), это не верно.

Рассыпание пыльцы, повидимому, отчасти зависело от присутствия трипсов: многие из этих маленьких насекомых ползали вокруг цветков, все обсыпанные пыльцою. Покрытые растения произвели много коробочек, но они были гораздо меньше и беднее семенами, чем коробочки, выросшие на соседних непокрытых растениях.

Если бы губа была более загнута кверху, и насекомые вследствие этого были вынуждены тереться о пыльник и рыльце, то они всегда пачкались бы пыльцою, как только она становилась бы рассыпчатой, и таким образом они успешно опыляли бы цветки без помощи извергающего жидкость клювика. Этот вывод заинтересовал меня, потому что, исследуя раньше Cephalanthera, у которой клювик неразвит, губа загнута кверху и пыльца рассыпчата, я долго размышлял о том, каким образом мог бы совершиться переход к современному состоянию Cephalanthera от того состояния, в котором находится пыльца в сходных по своему устройству цветках Epipactis с их поллиниями, прикрепленными к хорошо развитому клювику, — переход, в котором каждая ступень была бы полезна для растения. *Neottia nidus-avis* показывает нам, как может совершиться такой переход. Эта орхидея в настоящее время опыляется главным образом при помощи извергающего [клейкое вещество] клювика, который действует успешно лишь до тех пор, пока пыльца остается в массе; но мы видели, что когда цветок стареет, то пыльца набухает и делается рассыпчатой и тогда приобретает способность падать или переноситься маленькими ползающими насекомыми на рыльце. Этим способом обеспечивается самоопыление, на случай, если бы более крупные насекомые не посетили цветков. Сверх того, пыльца в таком состоянии легко прилипает ко всякому предмету. Таким образом, если бы форма цветка, который здесь уже менее открытый или более трубчатый, чем у Listera, подвергалась легким изменениям и пыльца становилась рассыпчатой в еще более ранний период, то все более и более облегчалось бы опыление без помощи извергающего жидкость клювика. В конце концов последний стал бы излишним и исчез на том основании, что всякая часть, которая остается без употребления, имеет наклонность исчезать под влиянием причин, которые я старался объяснить в другом месте.* Тогда мы увидели бы новый вид, похожий на Cephalanthera в отношении способов опыления, но по общему строению близко родственный с Neottia и Listera.

М-р Фицджеральд во введении к своим «Австралийским орхидеям» говорит, что *Thelymitra carnea*, одна из Neotteae, неизменно самоопыляется вследствие того, что ее несвязная пыльца падает на рыльце. Тем не менее липкий клювик и другие приспособления для перекрестного опыления имеются у нее налицо. Цветки распускаются редко и во всяком случае не раньше, чем опылятся собственной пыльцой, так что они, повидимому, обнаруживают наклонность к клейстогамии. *Thelymitra longifolia*, по м-ру Фицджеральду, также опыляется еще в бутоне, но цветки открываются приблизительно на час в хорошие дни, и тогда, по крайней мере, возможно перекрестное опыление. С другой стороны, говорят, что виды близкого к Thelymitra рода Diuris всецело зависят от насекомых в деле опыления.[27]

* «Variations of animals and plants under domestication», 2nd ed., т. II, стр. 309. [См. настоящее издание, том 4, гл. XXIV.]

ГЛАВА V

MALAXEAE И EPIDENDREAE

Malaxis paludosa. — Masdevallia, любопытные закрытые цветки. — Bolbophyllum, губа постоянно движется при каждом дуновении воздуха. — Dendrobium, приспособление для самоопыления. — Cattleya, простой способ опыления.— Epidendrum. — Самоплодовитые Epidendreae.

До сих пор я описал способ опыления у пятнадцати родов, встречающихся в Британии, которые, по классификации Линдли, принадлежат к Ophreae, Arethuseae и Neotteae. Кроме того, было дано краткое описание нескольких иноземных родов, принадлежащих к тем же самым трибам, на основании наблюдений, опубликованных после появления первого издания настоящей книги. Теперь мы обратимся к большим экзотическим трибам Malaxeae, Epidendreae и Vandeae, составляющим столь дивное украшение тропических лесов. При исследовании этих последних форм моей главной целью было удостовериться, опыляются ли их цветки по общему правилу пыльцой, перенесенной насекомыми с другого растения. Я хотел также узнать, подвергаются ли их поллинии тому перемещению книзу, посредством которого пыльцевые массы, унесенные насекомыми, приводятся (как я это открыл) в надлежащее положение, дающее им возможность коснуться поверхности рыльца.

Благодаря любезности многих друзей и посторонних лиц, я получил возможность исследовать свежие цветки различных видов, принадлежащих по меньшей мере к пятидесяти экзотическим родам из различных подтриб вышеупомянутых трех больших триб.* Я не намерен описывать

* В особенности я обязан д-ру Гукеру, который всякий раз давал мне неоценимые советы и никогда не тяготился присылать мне экземпляры из Королевского ботанического сада в Кью.

М-р Джемс Вейтч младший великодушно давал мне много прекрасных орхидей, из которых некоторые были особенно полезны для меня. М-р Р. Паркер тоже прислал мне ряд весьма ценных форм. Лэди Дороти Невилль очень любезно предоставила в мое распоряжение свою роскошную коллекцию орхидей. М-р Реккер из Вест-Хилла в Уэндсворте неоднократно присылал мне крупные соцветия Catasetum, один крайне ценный Mormodes и несколько видов Dendrobium. М-р Роджерс из Севеноксс сообщил мне интересные сведения. М-р Бетмен, столь известный своим превосходным трудом об орхидеях, прислал мне несколько интересных форм и в том числе чудный Angraecum sesquipedale. Я очень обязан м-ру Торнбуллю из Дауна за то, что он позволил мне пользоваться своими теплицами и подарил мне несколько интересных орхидей, а его садовнику м-ру Горвуду — за помощь в некоторых из моих наблюдений.

Профессор Оливер любезно помогал мне своими обширными познаниями и обратил мое внимание на различные сочинения. Наконец, д-р Линдли присылал

способы опыления у всех этих родов, но хочу только выбрать несколько любопытных случаев, иллюстрирующих предыдущие описания. Разнообразие приспособлений, направленных к перекрестному опылению цветков, кажется неисчерпаемым.

MALAXEAE

Malaxis paludosa.— Эта редкая орхидея * является единственным представителем названной группы в нашей стране и самым мелким из всех британских видов. Губа венчика обращена кверху,** а не книзу, так что не может служить посадочной площадкой для насекомых, как у большинства других орхидей. Ее нижний край обхватывает колонку, так что вход в цветок приобретает трубчатый вид. Благодаря своему положению, губа отчасти защищает органы плодоношения (рис. 19). У большинства Orchideae эту роль играют верхний чашелистик и два верхних лепестка; но у описываемого вида эти два лепестка и все чашелистики отогнуты назад (как это можно видеть на рисунке 19, фиг. A), повидимому для того, чтобы облегчить насекомым посещение цветка. Положение губы тем замечательнее, что приобретение этого положения целесообразно, как это видно из того, что завязь спирально закручена. У всех орхидей губа венчика собственно направлена вверх и приобретает свое обычное положение на нижней стороне цветка лишь вследствие закручивания завязи; но у Malaxis скручивание дошло до того, что цветок находится в том самом положении, какое он занимал бы, если бы завязь совсем не была закручена, и какое потом принимает зрелая завязь вследствие постепенного раскручивания.

Если вскрыть маленький цветок, мы увидим, что колонка трехраздельна по длине; средняя часть верхней половины (смотри фиг. B) представляет клювик. Верхний край нижней части колонки выдается в том месте, где он соединяется с основанием клювика, и образует весьма глубокую складку. Эта складка представляет собою полость рыльца и может быть сравнена с жилетным карманом. Я находил пыльцевые массы, широкие концы которых были засунуты насекомыми в этот кармашек, причем ткань рыльца была пронизана целым пучком пыльцевых трубочек.

Клювик, находящийся непосредственно над полостью рыльца, представляет собою высокий перепончатый выступ беловатого цвета, составленный из четырехугольных клеточек, и покрыт тонким слоем липкого вещества; он слегка вогнут сзади, и на его гребне возвышается масса липкого вещества, имеющая форму языка. Колонка с своим узким кармашкообразным рыльцем, над которым помещается клювик,

мне свежие и сухие экземпляры и самым любезным образом помогал мне в различных отношениях.

Всем этим лицам я могу только выразить мою сердечную благодарность за их неустанную и великодушную любезность.

* Я очень обязан м-ру Уэллису из Гартфилда в Суссексе за многочисленные живые экземпляры этой орхидеи.

** Я полагаю, что сэр Джемс Смит впервые упомянул об этом факте в «English Flora», т. IV, стр. 47, 1828. У вершины соцветия нижний чашелистик не свисает вниз, как это изображено на рисунке (рис. 19, A), но выступает почти под прямым углом. Кроме того, цветки не всегда так совершенно скручены, как это представлено здесь.

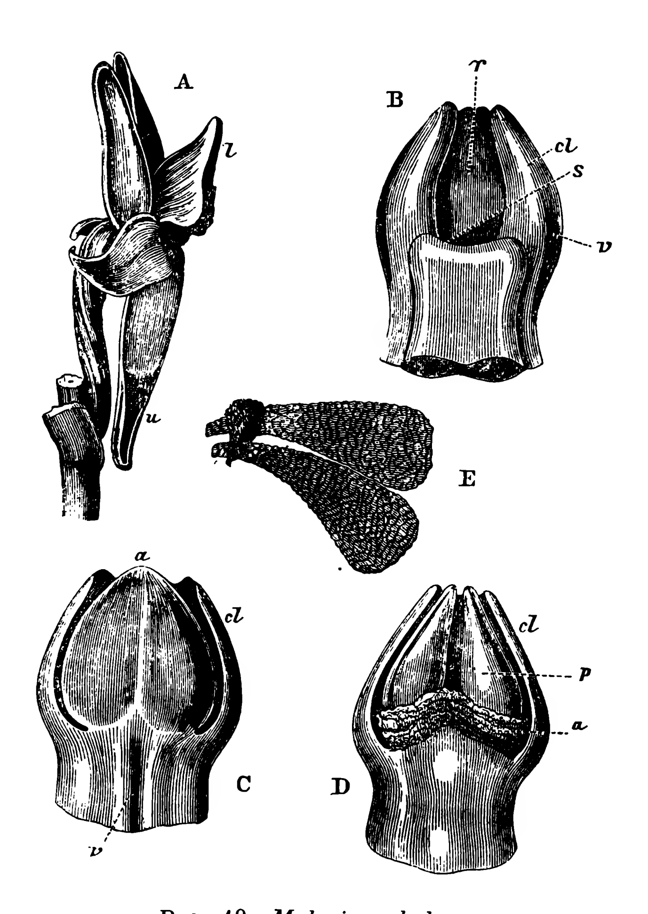


Рис. 19. *Malaxis paludosa.*

(Рисунок частью заимствован у Бауэра, но изменен по живым экземплярам).

a — пыльник, *p* — пыльца, *cl* — клинандрий, *l* — губа, *u* — чашелистик, который у большинства орхидных расположен на верхней стороне цветка, *r* — клювик, *s* — рыльце, *v* — спиральные сосуды.

A — вполне развитой цветок сбоку, губа в естественном положении, т. е. направлена кверху.

B — колонка спереди; видны клювик, кармашкообразное рыльце и передне-боковые части клинандрия.

C — колонка сзади в цветочной почке; видны пыльник с заключенными в нем грушевидными пыльцевыми массами, которые заметны неясно, и задние края клинандрия.

D — распустившийся цветок сзади; пыльник уже стянулся и сморщился, и пыльцевые массы обнажены.

E — два поллиния, прикрепленные к маленькой поперечной массе липкого вещества, затвердевшего в спирту.

соединяется позади с обеих сторон с зеленой перепончатой пластинкой, выпуклой снаружи и вогнутой изнутри, вершины которой с той и другой стороны заострены и несколько выдаются над гребнем клювика. Эти две перепонки огибают кругом пыльник и прикрепляются к его нити или основанию; таким образом они образуют чашевидный клинандрий позади клювика. Назначение этой чаши — защищать сбоку пыльцевые массы. Когда я буду говорить о гомологиях различных частей, я покажу на основании прохождения спиральных сосудов, что эти две перепонки представляют собою зачаточное состояние двух верхних пыльников внутреннего круга, которые, однако, утилизируются для указанной специальной цели.

Прежде чем цветок распустится, на гребне клювика можно видеть небольшое количество, каплю клейкой жидкости, несколько нависающую над его передней поверхностью. После того, как цветок некоторое время оставался раскрытым, капля съеживается и становится еще более липкой. Ее химический состав иной, чем у большинства орхидных, потому что она остается жидкой в течение нескольких дней, даже если она совершенно не ограждена от действия воздуха. Из этих фактов я заключил, что клейкая жидкость выпотевает из гребня клювика, но, по счастью, я исследовал одну близко родственную форму из Индии — *Microstylis Rhedii* (присланную мне из Кью доктором Гукером), и у нее оказалась еще до распускания цветка подобная же капля клейкого вещества; но, вскрывая еще более молодую почку, я нашел на гребне клювика маленький правильный языковидный вырост, составленный из клеточек, которые при малейшем прикосновении превращались в каплю клейкого вещества. В этом возрасте и передняя поверхность всего клювика между его гребнем и кармашкообразным рыльцем была тоже выстлана клеточками, наполненными подобным буроватым клейким веществом, так что едва ли можно сомневаться в том, что если бы я исследовал достаточно молодую почку Malaxis, то я нашел бы подобный же маленький языковидный клеточный выступ на гребне клювика.

Пыльник широко разверзается еще в то время, когда цветок находится в почке, а затем сморщивается и стягивается книзу, так что, когда цветок вполне распустился, поллинии оказываются совершенно обнаженными, за исключением их широких нижних концов, которые остаются внутри двух маленьких чаш, образовавшихся из сморщенных гнезд пыльников. Это съеживание пыльника представлено на фигуре B в сравнении с фигурой C, которая изображает состояние, в каком находится пыльник внутри почки. Верхние сильно заостренные концы поллиниев покоятся на гребне клювика, выступая за его края. В почке они не прикреплены, но ко времени распускания цветка всегда оказываются приставшими к задней поверхности капли жидкого вещества; передняя сторона капли слегка выступает над передней поверхностью клювика. Что это прилипание совершается без всякой механической помощи, в этом я убедился, заставляя почки распускаться в моей комнате. На фиг. E поллинии изображены совершенно в том виде (но не совсем в естественном положении), какой они имеют, если удалить их посредством иглы из экземпляра, сохранявшегося в винном спирту, в котором небольшое количество клейкого вещества неправильной формы затвердевает и прочно пристает к их кончикам.

Поллинии состоят из двух пар очень тонких пластинок воскообразной пыльцы, и эти четыре пластинки составлены из угловатых сложных

зерен, которые никогда не отделяются друг от друга. Так как поллинии почти совсем не прикреплены и удерживаются на месте только своими кончиками, прилипающими к клейкой жидкости, и своими основаниями, покоящимися внутри сморщенных гнезд пыльников, и так как, с другой стороны, лепестки и чашелистики сильно отогнуты назад, то после распускания цветка поллинии могли бы быть выведены из надлежащего положения или выброшены прочь ветром, если бы не перепончатые расширения по ту и по другую сторону колонки, образующие клинандрий, внутри которого пыльцевые массы оказываются в безопасности.

Когда насекомое просовывает свой хоботок или голову в узкий промежуток, отделяющий вертикальную губу венчика от клювика, оно неминуемо заденет за маленькую выдающуюся клейкую массу и, улетая прочь, унесет с собой поллинии. Я легко имитировал этот процесс, просовывая какой-нибудь маленький предмет в трубчатый цветок между губою венчика и клювиком. Когда насекомое посещает другой цветок, тончайшие пластинки пыльцы, прикрепленные параллельно хоботку или голове, вдвигаются в кармашкообразное рыльце широкими концами вперед. Я находил поллинии, прилипшие в этом положении к верхнему перепончатому продолжению клювика, причем ткань рыльца была пронизана многочисленными пыльцевыми трубочками. Назначение тонкого слоя клейкого вещества, которым выстлана поверхность клювика у этого рода и у Microstylis и который не играет никакой роли при перенесении пыльцы с цветка на цветок, повидимому, заключается в том, чтобы задерживать пластинки пыльцы в узкой рыльцевой полости после того, как их нижние концы будут введены туда насекомыми. Этот факт весьма интересен с точки зрения гомологии, потому что, как мы увидим впоследствии, первоначальное назначение липкого вещества на клювике то же, что и отделения на рыльце большинства цветковых, а именно — удержание пыльцы, попадающей каким-либо образом на рыльце.

Цветки Malaxis, несмотря на малые размеры и невзрачный вид, весьма сильно привлекают к себе насекомых. Это видно из того, что все цветки на соцветиях, которые я исследовал, за исключением одного-двух, расположенных подле самых цветочных почек, оказывались лишенными поллиниев, а в некоторых старых цветочных колосьях все поллинии до последнего оказались удаленными. Иногда насекомые уносят только одну пару из двух. Я видел один цветок, в котором все четыре пластинки пыльцы еще оставались на месте, но в полости рыльца уже находилась одна пластинка, которая, несомненно, должна была быть принесена каким-нибудь насекомым. В рыльцах многих других цветков также находились пластинки пыльцы. Это растение производит множество семян, и тринадцать из двадцати одного цветка на одном колосе образовали крупные коробочки.

Теперь перейдем к некоторым экзотическим родам. Поллинии *Pleurothallis prolifera* и *ligulata* (?) снабжены маленькой каудикулой, и необходима механическая помощь, чтобы протиснуть клейкое вещество с нижней стороны клювика внутрь пыльника и таким образом захватить каудикулы и удалить поллинии; с другой стороны, у нашей британской Malaxis и у индийской *Microstylis Rhedii* верхняя поверхность маленького языковидного клювика становится липкой и пристает к поллиниям без всякой посторонней помощи. То же, повидимому, наблюдается и у *Stelis racemiflora*, но у нее цветки были в таком состоянии

которое не благоприятствовало исследованию. Я упоминаю об этом последнем цветке отчасти потому, что какое-то насекомое в теплицах Кью удалило большинство поллиниев и оставило их прилипшими к боковым рыльцам. Эти интересные маленькие цветочки широко раскрыты и все на виду, но спустя некоторое время три чашелистика складываются с совершенной точностью, так что лишь с трудом можно отличить старый цветок от почки; однако, к моему удивлению, закрывшиеся цветки снова раскрывались, когда я погружал их в воду.

Родственная *Masdevallia fenestrata* приносит один необыкновенный цветок. Его три лепестка вместо того, чтобы замыкаться,— как это бывает у Stelis после того, как цветок некоторое время оставался раскрытым,—остаются сомкнутыми и никогда не раскрываются. В верхней части цветка расположены одно против другого два маленьких боковых овальных окошечка (отсюда название *fenestrata*), которые представляют собой единственный вход в него; но присутствие этих двух маленьких окошек (рис. 20) доказывает, насколько необходимо, чтобы у этого растения, как и у большинства других орхидей цветок посещался насекомыми. Каким образом насекомые совершают акт опыления, мне не удалось понять. На дне обширной и темной камеры, образованной замкнутыми чашелистиками, стоит небольшая колонка; впереди ее находится морщинистая губа венчика, снабженная весьма гибким сочленением, а по обе ее стороны расположены два верхних лепестка. Таким образом, получается маленькая трубочка. Если через одно из окошечек влезет маленькое насекомое или, что менее вероятно, более крупное насекомое просунет свой хоботок, ему придется осязанием найти внутреннюю трубочку, чтобы добраться до нектарника, находящегося при основании цветка. Внутри маленькой трубочки, образованной колонкой, губою и боковыми лепестками, выступает под прямым углом широкий коленчатый клювик, который легко может быть повернут кверху. Его нижняя поверхность липка, и это липкое вещество скоро твердеет и засыхает. Маленькие каудикулы поллиниев, высовывающиеся из гнезда пыльника, покоятся на основании верхней перепончатой поверхности клювика. Полость рыльца в зрелом состоянии не очень глубока. Отрезав чашелистики, я тщетно пытался удалить поллинии, просовывая щетинку внутрь трубчатого цветка, но при помощи изогнутой иглы это удавалось без большого труда. Все строение цветка как будто имеет целью воспрепятствовать тому, чтобы он легко опылялся, и это доказывает, что мы не понимаем его устройства. Какое-то маленькое насекомое проникло в один из этих цветков в теплице в Кью, потому что внутри его подле основания были отложены яички.

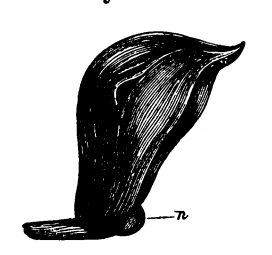


Рис. 20. *Masdevallia fenestrata*.
Окошко, находящееся на обращенной к зрителю стороне цветка, сильно затенено; *n* — нектарник.

В роде Bolbophyllum[28] я исследовал интересные маленькие цветки у четырех видов, которые я не буду описывать подробно. У *B. cupreum* и *cocoinum* верхняя и нижняя поверхности клювика превращаются в липкое вещество, которое насекомые должны протискивать вверх внутрь пыльника, чтобы достать оттуда поллинии. Я легко достигал этого, вводя иголку внутрь цветка, который становится трубчатым вследствие положения губы, и затем вытаскивая ее. У *B. rhizophorae* гнездо пыльника

после созревания цветка отодвигается назад, причем две пыльцевые массы оказываются полностью обнаженными и прикрепляются к верхней поверхности пыльника. Они остаются соединенными посредством клейкого вещества и, судя по опыту со щетинкой, всегда удаляются обе вместе. Полость рыльца очень глубока и открывается наружу овальным отверстием, в которое как раз входит одна из вышеупомянутых пыльцевых масс. После того, как цветок оставался некоторое время открытым, края овального отверстия начинают смыкаться и совершенно закрывают полость рыльца,— факт, которого я не наблюдал ни у какого другого вида орхидей и который, как я предполагаю, стоит в связи с тем, что весь цветок очень мало защищен. Когда два поллиния прикреплялись к иголке или к щетинке и проталкивались в полость рыльца, то одна из пыльцевых масс проскальзывала сквозь маленькое отверстие гораздо легче, чем можно было предполагать. Тем не менее, очевидно, что насекомые во время последовательных посещений этих цветков должны занимать одно и то же положение, чтобы сначала удалить оба поллиния, а затем протиснуть один из них через рыльцевое отверстие. Указателями пути для насекомого могут служить два верхних нитевидных лепестка, но губа, вместо того, чтобы делать цветок трубчатым, свешивается вниз, подобно языку из широко раскрытого рта.

Губа венчика у всех видов, которые я видел, в особенности у *B. rhizophorae*, замечательна тем, что она соединена с основанием колонки очень узкой, тонкой белой полоской, весьма эластичной и гибкой; она даже очень эластична при растягивании, подобно каучуковой ленте. Когда цветки этого растения сотрясались ветром, языковидные губы венчика колыхались взад и вперед самым странным образом. У некоторых, не виденных мною, представителей этого рода, как, например, у *B. barbigerum*, губа украшена бородкой из тонких волосков, и они-то, как говорят, и служат причиной того, что губа находится в постоянном движении при малейшем дуновении ветерка. Какую пользу приносит эта необыкновенная гибкость и подвижность губы, я не могу догадаться; быть может, это служит для привлечения внимания насекомых, так как цветки у этих видов бледноокрашенные, мелкие и невзрачные, а не крупные, яркоокрашенные и приметные или душистые, как у многих других орхидей; говорят, что у некоторых из видов губы венчика обладают раздражимостью, но я не мог заметить ни следа этой способности у тех видов, которые были исследованы мною. По словам Линдли, губа у родственного *Megaclinium falcatum*[29] самопроизвольно качается вверх и вниз.

Последний род Malaxeae, который я упомяну, это — Dendrobium, в котором по крайней мере один вид, *D. chrysanthum*, интересен в том отношении, что он, повидимому, приспособлен к самоопылению на тот случай, если посещающее цветок насекомое не унесет пыльцевых масс. Клювик имеет верхнюю и маленькую нижнюю поверхности, состоящие из перепонки, а между ними находится густая масса молочнобелого вещества, которое легко выдавливается наружу. Это белое вещество менее липко, чем обычно, но, выставленное на воздух, оно покрывается пленкой менее чем через полминуты и вскоре застывает, образуя массу, похожую на воск или сыр. Большая вогнутая (но не глубоко) поверхность рыльца расположена под клювиком. Выдающаяся губа (lip) пыльника (см. рис. 21, A) почти совершенно прикрывает верхнюю

поверхность клювика. Нить пыльника значительной длины, но на фиг. А, изображающей вид сбоку, она скрыта за срединой пыльника; на разрезе В она видна после того, как она выскочила вперед: она эластично и крепко прижимает пыльник к покатой поверхности клинандрия (см. фиг. В), лежащего позади клювика. Когда цветок распустится, два поллиния, соединенные в одну массу, лежат очень неплотно на клинандрии и под гнездом пыльника. Губа венчика охватывает колонку, оставляя проход спереди. Средняя часть губы (как это видно на фиг. А) утолщена и простирается вверх до верхушки рыльца. Нижняя часть колонки превращена в блюдцевидный нектарник, выделяющий мед.

Когда насекомое протискивается в один из этих цветков, эластичная губа венчика подается и выступающая вперед губа пыльника охраняет клювик, так что он не может быть потревожен; но как только насекомое начнет вылезать назад, губа пыльника приподнимется, и липкое вещество из клювика будет продавлено в пыльник, причем пыльцевая масса приклеится к насекомому и таким образом будет перенесена на другой цветок. Мне легко удавалось подражать действию [насекомых]; иногда случалось, что пыльцевые массы оставались при этом неунесенными, так как они лишены каудикул и лежат довольно далеко позади, внутри клинандрия под пыльником, и так как, с другой стороны, вещество клювика не очень липко.

Вследствие покатости основания клинандрия и длины и эластичности нити, пыльник, приподнявшись, всегда совершает скачок вперед через клювик и остается там в висячем положении, причем его нижняя порожняя поверхность приходится (см. С, рис. 21) над вершиной рыльца. Поперек пространства, которое было первоначально покрыто пыльником, теперь протягивается нить (см. фиг. В). Несколько раз, отрезав все лепестки и губу венчика и положив цветок под микроскоп, я приподнимал губу пыльника иголкой, не касаясь клювика, и видел, как пыльник одним скачком принимал положение, изображенное на фиг. В (вид сбоку) и фиг. С (вид спереди). Вследствие этого подскакивания пыльник выгребает поллиний из вогнутого клинандрия и подбрасывает его кверху как раз с такою силой, что он падает на средину липкого рыльца, к которому и пристает.

Однако в природе этот процесс не может совершаться так, как это было сейчас описано, потому что губа венчика свисает книзу, и чтобы понять, что происходит в этом случае, рисунок следует расположить почти в обратном виде. Если бы насекомому не удалось удалить поллиний посредством липкого вещества клювика, то поллиний был бы прежде всего отброшен на выдающуюся поверхность губы венчика, расположенную непосредственно под рыльцем. Но должно помнить, что губа эластична и что в тот самый момент, когда насекомое, собираясь покинуть цветок, приподнимает губу пыльника и таким образом вызывает выбрасывание поллиния, губа венчика отскакивает назад и, толкаясь о поллиний, подбрасывает его вверх так, что он попадает в липкое рыльце. Мне дважды удалось добиться этого, когда я, держа цветок в естественном положении, подражал насекомому, вылезающему из него: раскрывая цветок, я находил поллиний прилипшим к рыльцу.

Этот взгляд на значение эластической нити может показаться фантастическим, если принять во внимание, насколько сложен должен быть процесс. Но мы видели столь много — и притом столь любопытных — приспособлений, что я не могу верить тому, чтобы эластичность

нити и утолщение средней части губы венчика были бесполезными особенностями строения. Если процесс происходит так, как я описал, то мы можем понять их значение, ибо для растения выгодно, чтобы его единственная крупная пыльцевая масса не пропала даром в том случае, если ей не удастся прилипнуть к насекомому при помощи клейкого вещества клювика. Это приспособление встречается не у всех видов рода [Dendrobium]; так, например, у *D. bigibbum* и *D. formosum* нить

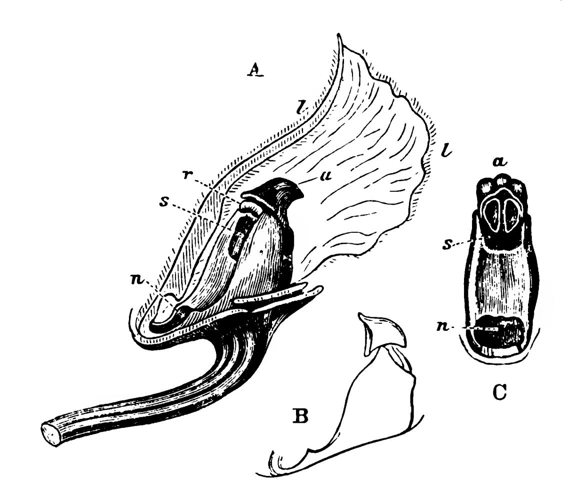


Рис. 21. *Dendrobium chrysanthum.*

a — пыльник, *r* — клювик, *s* — рыльце, *l* — губа, *n* — нектарник.

А — цветок сбоку; пыльник занимает то положение, которое он имеет до выбрасывания поллиниев; все чашелистики и лепестки удалены, за исключением губы, разрезанной пополам по длине.

В — очертания колонки сбоку после выбрасывания поллиниев из пыльника.

С — колонка спереди; видны пустые гнезда пыльника, выбросившего свои поллинии. Пыльник изображен висящим слишком низко и прикрывающим рыльце больше, чем это бывает в действительности.

оказалась неэластичной и средняя линия губы венчика неутолщенной. У *D. tortile*[30] нить эластична; но так как я исследовал только один цветок и притом раньше, чем уяснил себе строение *D. chrysanthum*, то я не могу сказать, как она действует. М-р Андерсон сообщает,* что в одном случае цветки его *Dendrobium cretaceum* не распустились и, однако, произвели коробочки, из которых одну он прислал мне. Почти все многочисленные семена в ней содержали внутри зародыши, что сильно отличает данный случай от тех, которые будут сейчас сообщены относительно семян, образовавшихся в результате самоопыления нераспустившихся цветков одного вида Cattleya. М-р Андерсон замечает, что виды Dendrobium являются единственными представителями Malaxeae, которые, насколько он наблюдал, спонтанно производят коробочки. Он указывает также, что в огромной группе Vandeae, которая будет описана ниже, ни один из находившихся на его попечении видов, за исключением *Sarcanthus Parishii*, и некоторых других, принадлежащих к подотделу Brassidae, ни разу не произвел спонтанно коробочки.

* Anderson, «Journal of Horticulture», 1863, стр. 206, 287.

EPIDENDREAE

Epidendreae и Malaxeae характеризуются тем, что пыльцевые зерна у них соединены в большие восковидные массы. Говорят, что у последней из этих групп поллинии не имеют каудикул, но это не всегда так: они находятся у *Masdevallia fenestrata* и у некоторых других видов, и притом в таком состоянии, что могут оказывать свое действие, хотя они не прикреплены и очень малы. У Epidendreae, с другой стороны, всегда встречаются свободные, или неприкрепленные, каудикулы. С точки зрения моих задач эти две большие трибы могли бы быть объединены, так как различие, основанное на присутствии каудикул, не всегда действительно. Но этого рода затруднения нередко встречаются при классификации больших [систематических] или так называемых естественных групп, в которых было сравнительно мало случаев вымирания форм.

Я начну с рода Cattleya, в котором я исследовал несколько видов. Они опыляются весьма простым способом, отличающим их от всех других британских орхидей. Клювик (*r*, рис. 22, A, B) у них является широким языковидным выступом, слегка нависшим над рыльцем; его верхнюю поверхность образует гладкая перепонка, а нижняя вместе с центральною частью (первоначально масса клеточек) состоит из очень толстого слоя липкого вещества. Эта липкая масса почти не отделена от липкого вещества, густо покрывающего поверхность рыльца, которое расположено под самым клювиком. Выдающаяся верхняя губа (lip) пыльника лежит на верхней перепончатой поверхности языковидного клювика и открывается над самым ее основанием. Пыльник удерживается в закрытом состоянии при помощи пружинки, находящейся в точке прикрепления его к вершине колонки. Поллинии состоят из четырех (или восьми у *Cattleya crispa*) восковидных масс, снабженных каждая лентовидным хвостиком (tail), состоящим из пучка весьма эластических нитей, к которым прикреплены поодиночке многочисленные пыльцевые зерна. Следовательно, пыльца двоякого рода: частью она состоит из восковидных масс, частью из отдельных, хотя и «составных» зерен (каждое, по обыкновению, состоит из четырех зернышек), соединенных эластическими нитями. Последнего рода пыльца тождественна с пыльцой Epipactis и других Neotteae.* Хвостики с прикрепленными к ним пыльцевыми зернами действуют, как каудикулы, и обозначаются этим именем, так как они служат для удаления больших восковидных масс из гнезд пыльников. Кончики каудикул обыкновенно загнуты и в зрелом цветке немножко высовываются наружу из гнезд пыльника (см. фиг. A), лежащего на основании верхней перепончатой губы клювика. Губа венчика окружает колонку, придавая цветку трубчатую форму, и продолжается в нектарник, внедряющийся в завязь.

Теперь посмотрим, как действуют все эти части. Если просунуть внутрь этого трубчатого цветка какое-нибудь тело, размеры которого соответствуют величине цветка (этому требованию хорошо удовлетворяет, например, мертвый шмель), то языковидная губа клювика опускается, и введенный предмет нередко оказывается слегка запачканным липким веществом; но при обратном извлечении введенного предмета

* Пыльцевые массы Bletia превосходно изображены в увеличенном виде на рисунках Бауэра, опубликованных Линдли в его «Illustrations».

из цветка клювик поворачивается кверху, причем поразительно большое количество липкого вещества продавливается на края, бока, а равно и внутрь губы пыльника, которая также слегка приподнимается при поворачивании кверху клювика. Таким образом, высовывающиеся наружу кончики каудикул моментально привлекаются к удаляемому предмету, и поллинии извлекаются вместе с ним. Это почти всегда случалось при моих неоднократных опытах. Живая пчела или другое крупное насекомое, опускаясь на фестончатый край губы венчика и

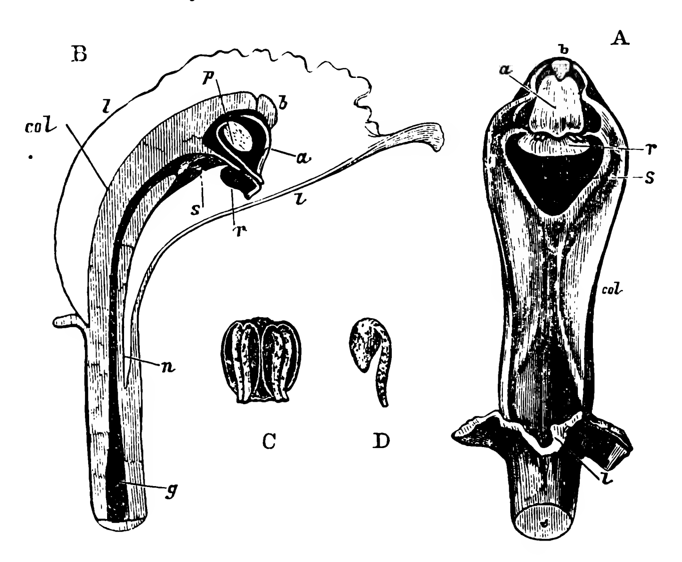


Рис. 22. *Cattleya*.

a — пыльник, *b* — пружинка на вершине колонки, *p* — пыльцевые массы, *r* — клювик, *s* — рыльце, *col* — колонка, *l* — губа, *n* — нектарник, *g* — завязь, или яичник.

A — колонка спереди после удаления всех чашелистиков и лепестков;

B — цветок в разрезе сбоку после удаления всех чашелистиков и лепестков, за исключением разрезанной надвое губы (нарисованы только очертания ее).

C — пыльник снизу; видны четыре каудикулы с лежащими под ними четырьмя пыльцевыми массами.

D — один поллиний сбоку; видна пыльцевая масса и каудикула.

вползая внутрь цветка, опустит губу и, вероятно, не потревожит клювика, пока не высосет нектара и не начнет выбираться назад. Если мертвого шмеля, украшенного четырьмя восковидными комочками пыльцы, которые свешиваются с его спинки при помощи своих каудикул, ввести в другой цветок, то некоторые из них или даже все, наверняка, будут захвачены широкой, слегка вогнутой и очень липкой поверхностью рыльца, которая оторвет и пыльцевые зерна от нитей каудикул.

Что живые шмели могут таким образом удалять поллинии — в этом нет сомнения. Сэр У. Тревелиан прислал м-ру Смиту (из Британского музея) один экземпляр *Bombus hortorum*, который был препровожден ко мне; этот шмель был пойман в его теплице, в которой находился один вид Cattleya в цвету. Вся спинка насекомого между крыльями была запачкана засохшим липким веществом, и к ней были прикреплены при помощи своих каудикул четыре поллиния, уже готовых к тому,

чтобы быть захваченными рыльцем другого цветка, если бы шмель проник в таковой.

Все исследованные мною виды Laelia, Leptotes, Sophronitis, Barkeria, Phaius, Evelyna, Bletia, Chysis и Coelogyne сходны с Cattleya в том отношении, что каудикулы поллиниев свободны и липкое вещество клювика не приходит с ними в соприкосновение без посторонней помощи (mechanical aid), а равно и по способу опыления вообще. У *Coelogyne cristata* верхняя губа клювика сильно удлинена. У *Evelyna Caravata* [31] и у Chysis восемь комочков восковидной пыльцы все прикреплены к одной каудикуле. У Barkeria губа венчика, вместо того, чтобы только окружать колонку, прижата к ней, и вследствие этого насекомое неизбежно оказывается вынужденным тереться о клювик. У Epidendrum замечается легкое отличие: верхняя поверхность клювика не остается постоянно перепончатой, как у названных выше родов, но оказывается настолько нежной, что разрушается при малейшем прикосновении, превращаясь вместе со всей нижней поверхностью в массу липкого вещества. В этом случае весь клювик вместе с прикрепленными к нему поллиниями должен удаляться насекомыми в то время, как они будут выбираться из цветка. У *E. glaucum* я наблюдал, что при прикосновении к верхней поверхности клювика сквозь нее выступает наружу липкое вещество, как это бывает и у Epipactis. В действительности трудно сказать в этих случаях, следует ли назвать верхнюю поверхность клювика перепонкой или липким веществом. У Chysis это вещество через двадцать минут по удалении из клювика становится почти твердым и сухим, а через тридцать — совершенно твердеет и засыхает.

У *Epidendrum floribundum* различие гораздо больше; передние рожки клинандрия (т. е. той чаши на вершине колонки, в которой лежат поллинии) так сильно сближаются, что прикладываются к обеим сторонам клювика, и этот последний, таким образом, оказывается лежащим в выемке, над которой выступают поллинии; и так как у этого вида верхняя поверхность клювика размягчается, превращаясь в липкое вещество, то каудикулы поллиниев прикрепляются к ней без всякой посторонней помощи. Поллинии, прикрепленные даже и таким образом, конечно, не могут быть удалены из своих гнезд без помощи насекомых. У этого вида представляется возможным (хотя положение частей делает это невероятным), что насекомое может вытащить поллинии и оставить их на рыльце того же цветка. У всех других исследованных мною видов Epidendrum и у всех вышеупомянутых родов липкое вещество, очевидно, должно проталкиваться кверху внутрь губы пыльника насекомым, выбирающимся из цветка, которое таким образом необходимо должно перенести поллинии с одного цветка на рыльце другого.

Тем не менее у некоторых Epidendreae происходит самоопыление. Д-р Крюгер говорит,* что «на Тринидаде имеются три растения, принадлежащие к этому семейству (Schomburgkia, Cattleya и Epidendron [= Epidendrum]), которые редко раскрывают свои цветки и которые неизменно оказываются уже опыленными, когда эти последние раскрываются. В этих случаях легко видеть, что пыльцевые массы подверглись действию рыльцевой жидкости, и что пыльцевые трубочки отходят вниз

* Crüger, «Journ. Linn. Soc. Bot.», т. VIII, 1864, стр. 131.



Cattleya Warscewiczii.

Из «Reichenbachia», Orchids illustrated and described by F. Sander, том II, табл. 72, London, 1890.

в канал завязи от пыльцевых масс in situ». М-р Андерсон, искусный культиватор орхидей в Шотландии, также указывает, что некоторые из его Epidendreae самоопыляются спонтанно [без посторонней помощи].* У *Cattleya crispa* цветки иногда не раскрываются в надлежащей мере, и тем не менее они образуют коробочки. Одну из таких коробочек он прислал мне; она заключала внутри многочисленные семена, но, исследовав их, я нашел, что приблизительно лишь у одного процента их имелись зародыши. Подобные же семена были более тщательно исследованы м-ром Госсом, который нашел, что два процента их были с зародышами. Из всего числа семян в одной коробочке *Laelia cinnabarina*, образовавшейся посредством самооплодотворения и также присланной мне м-ром Андерсоном, оказались хорошо развитыми приблизительно 25 процентов. Поэтому сомнительно, чтобы описанные д-ром Крюгером семенные коробочки, спонтанно образующиеся путем самооплодотворения в Вест-Индии, были оплодотворены в полной мере и надлежащим образом. Фриц Мюллер сообщает мне, что он открыл в Бразилии один вид Epidendrum, который имеет три пыльника, производящие пыльцу, что является крупной аномалией в этом отряде. Этот вид весьма несовершенно опыляется насекомыми; но цветки регулярно самоопыляются посредством двух боковых пыльников. Фриц Мюллер приводит веские основания в подтверждение своего взгляда, по которому появление двух добавочных пыльников у этого вида Epidendrum представляет собою случай возврата (реверсии) к первичному состоянию всей группы.**[32]

* «Journal of Horticulture», 1863, стр. 206 и 287; в последней статье м-р Госс сообщает результат своих микроскопических исследований над семенами, происшедшими путем самоопыления.

** Смотри также F. Müller, «Bot. Zeitung», 1869, стр. 226, и 1870, стр. 152.

ГЛАВА VI

VANDEAE

Строение колонки и поллиниев. — Важность эластичности ножки; ее способность к движению. — Эластичность и крепость каудикул. — Calanthe с боковыми рыльцами; способ опыления. — *Angraecum sesquipedale*, удивительная длина нектарника. — Виды, у которых вход в рыльцевую полость настолько сужен, что пыльцевые массы едва могут быть введены в нее. — Coryanthes, необыкновенный способ опыления.

Теперь мы перейдем к огромной трибе Vandeae, к которой относятся многие из самых великолепных произведений наших теплиц, но которая, как и Epidendreae, не имеет ни одного представителя в Британии. Я исследовал двадцать девять родов. Пыльца состоит из восковидных масс, как и в двух предыдущих трибах, и каждый комочек пыльцы снабжен каудикулой, которая еще на ранней стадии роста соединяется с клювиком. Каудикула редко бывает прикреплена прямо к липкому диску, как у большинства Ophreae, но обыкновенно — к верхней и задней поверхности клювика, так что эти части удаляются насекомыми вместе с диском и пыльцевыми массами. Схема (рис. 23), изображающая разрез колонки, части которой отделены друг от друга, всего лучше уяснит нам типическое строение Vandeae. Как и у остальных Orchideae, здесь имеются три сросшихся вместе столбика; тот из них, который занимает спинное (дорсальное) положение (2), образует клювик, нависающий над двумя другими (3), которые, соединяясь, образуют одно рыльце. Налево мы видим тычиночную нить (1), несущую пыльник. Пыльник раскрывается в ранний период, и кончики обеих каудикул (на рисунке представлена только одна каудикула и одна пыльцевая масса) высовываются в не вполне затверделом состоянии сквозь маленькую щель и прикрепляются к спинке клювика. На верхней поверхности клювика обыкновенно имеется углубление, в котором помещаются пыльцевые массы; на рисунке она изображена гладкой, но в действительности она часто бывает снабжена гребнями или бугорками для прикрепления обеих каудикул. Пыльник впоследствии раскрывается более широко вдоль нижней поверхности, и обе пыльцевые массы остаются прикрепленными только к клювику посредством своих каудикул.

Еще на ранней стадии роста в клювике присходит замечательное изменение: или его конец, или его нижняя поверхность становится чрезвычайно липкой (образуя липкий диск); вместе с тем мало-помалу образуется разъединяющая линия, сначала появляющаяся в виде полоски гиалиновой ткани, и отделяет от окружающих частей диск, а равно и всю

верхнюю поверхность клювика вплоть до места прикрепления каудикул. Если теперь какой-нибудь предмет коснется липкого диска, последний легко удаляется при этом вместе со спинкой клювика, каудикулами и пыльцевыми массами,— все разом. В ботанических трудах все части, лежащие между диском, или липкой поверхностью (обыкновенно носящей название железки), и комочками пыльцы, обозначаются именем каудикулы, но так как эти части играют важную роль в опылении цветка и так как они коренным образом различаются по своему

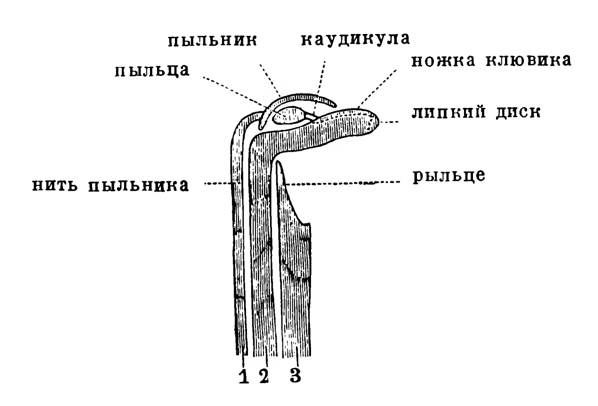


Рис. 23. Схематический разрез, объясняющий строение колонки у Vandeae.

1 — нить, к которой прикреплен пыльник со своими пыльцевыми массами; пыльник изображен в такой момент, когда он уже раскрылся на всей своей нижней поверхности, так что на разрезе видна только его задняя (спинная) поверхность.

2 — верхний столбик; его верхняя часть превращена в клювик.

3 — два нижних сросшихся столбика с двумя рыльцами, слившимися воедино.

происхождению и тонкому строению, то я буду называть две эластические нити, образующиеся исключительно в гнездах пыльника, каудикулами, а тот участок клювика, к которому прикрепляются каудикулы (смотри рисунок) и который не липок,— ножкой. Липкий участок клювика я попрежнему буду называть липкой поверхностью диска. Все вместе можно удобно назвать поллинием.

У Ophreae имеются (если не считать *Ophrys pyramidalis* и немногих других видов) два отдельных липких диска. У Vandeae, за исключением Angraecum, имеется только один диск. Он голый, т. е. не заключен в сумку. У Habenaria диски, как мы видели, отделены от каудикул (хвостиков) короткими барабанообразными ножками, соответствующими одиночной и обыкновенно гораздо более сильно развитой ножке Vandeae. У Ophreae каудикулы поллиниев, несмотря на эластичность, не гибки и служат для того, чтобы помещать пакетики пыльцы на надлежащем расстоянии от головы или хоботка насекомого, так чтобы они могли достать до рыльца. У Vandeae эта цель достигается ножкой клювика. Обе каудикулы у Vandeae погружены и прикреплены в глубокой щели, имеющейся в пыльцевых массах, и редко бывают видны, пока не будут растянуты, так как пыльцевые массы лежат подле самой ножки клювика. Эти каудикулы и по положению, и по функции соответствуют

эластическим нитям, связывающим отдельные пакетики пыльцы у Ophreae в том месте, где они сливаются между собою,— потому что функция настоящих каудикул у Vandeae заключается в том, чтобы разрываться в то время, когда пыльцевые массы, принесенные насекомыми, прилипают к поверхности рыльца.

У многих Vandeae каудикулы легко разрываются, и опыление цветка во всем, что касается этой стороны процесса,— вещь простая; но в других случаях их крепость и длина, на какую они растягиваются, прежде чем перерваться, поразительны. Сначала я никак не мог понять, для какой цели могут служить эти свойства каудикул. Объяснение, вероятно, заключается в том, что пыльцевые массы в этой трибе представляют собою очень драгоценный предмет: у большинства родов цветок производит только две пыльцевые массы и, судя по размерам рыльца, обыкновенно обе они остаются прилипшими к нему. Однако у других родов отверстие, ведущее в рыльце, так мало, что, вероятно, только одна пыльцевая масса остается на нем, и в этом случае пыльцы с одного цветка бывает достаточно для опыления двух (но ни в коем случае не большего числа) цветков. Судя по крупным размерам цветков у многих Vandeae, они, без сомнения, опыляются крупными насекомыми, и эти последние, летая вокруг, легко могли бы стереть и потерять приставшие к ним поллинии, если бы каудикулы не были очень крепки и в высшей степени эластичны. Далее, если бы насекомое, снабженное таким украшением, посетило или слишком молодой цветок, рыльце которого еще недостаточно липко, или же опыленный цветок, рыльце которого начало подсыхать, то крепость каудикул воспрепятствовала бы бесполезному удалению и утрате пыльцевых масс.

Хотя поверхность рылец у многих из этих орхидей, как, например, у Phalaenopsis и Saccolabium, бывает поразительно липка в надлежащий период, однако, когда я вводил их поллинии, прикрепленные к какому-либо шероховатому предмету, в рыльцевую полость, они приставали не настолько сильно, чтобы их нельзя было оторвать от рыльца. Я даже оставлял их в течение некоторого небольшого промежутка времени в соприкосновении с липкой поверхностью, как это сделало бы насекомое, питаясь; но, когда я начинал тянуть поллинии прямо из рыльцевой полости, каудикулы, правда, растягивались на большую длину, но не разрывались, и сила их прикрепления к предмету не уменьшалась настолько, чтобы комочки пыльцы могли оторваться. Тогда мне пришло в голову, что насекомое, улетая, вытягивает поллинии из полости рыльца не прямо, но почти под прямым углом к ее устью. Поэтому я стал подражать действию насекомого, выбирающегося из цветка, и вытягивать поллинии из рыльцевой полости под прямым углом к ее устью; и действительно, на этот раз липкость рыльца вместе с трением, которое при этом испытывали каудикулы, оказывалась достаточной для того, чтобы разорвать эти последние, причем пыльцевые массы оставались на рыльце. Таким образом, большая крепость и растяжимость каудикул, которые, пока они не растянуты, остаются погруженными в пыльцевые массы, повидимому, служат к тому, чтобы предотвращать случайную потерю поллиниев насекомым в то время, как оно перелетает с места на место, и, однако, давать возможность пыльцевым массам, прилипшим к поверхности рыльца, оставаться на ней в надлежащий момент, когда начинает действовать трение; и всем этим надежно достигается опыление цветка.

Диски и ножки поллиниев представляют большое разнообразие формы и, повидимому, неистощимое множество приспособлений. Даже у видов одного и того же рода, напр., рода Oncidium, эти части разнятся между собою. Приведу здесь несколько рисунков (рис. 24), выбранных почти наугад. Как я часто наблюдал, ножка обыкновенно состоит из тонкой лентовидной перепонки (фиг. A); иногда она почти цилиндрическая (фиг. C), но часто принимает самые разнообразные формы. Обыкновенно ножка почти прямая, но у *Miltonia Clowesii* она от природы изогнута; а в некоторых случаях, как мы сейчас увидим, она принимает различные формы после удаления. Растяжимые и эластичные каудикулы, посредством которых пыльцевые массы прикреплены к ножкам, почти или

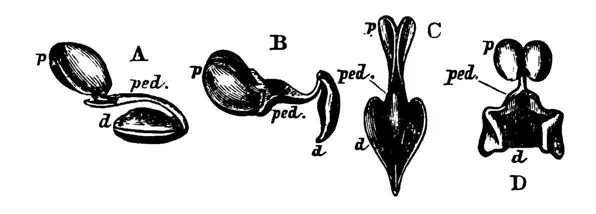


Рис. 24. Поллинии Vandeae.

d — липкий диск, *ped.*— ножка, *p*—пыльцевые массы. Так как каудикулы заложены внутри пыльцевых масс, то они не видны.

A — поллиний *Oncidium grande* после того, как он отчасти опустился.

B — поллиний *Brassia maculata* (рисунок заимствован у Бауэра).

C — поллиний *Stanhopea saccata*, опустившийся книзу.

D — поллиний *Sarcanthus teretifolius*, опустившийся книзу.

совсем не видны, так как они погружены в щель или полость, находящуюся в той и другой пыльцевой массе. Диск, липкий с нижней стороны, состоит из кусочка тонкой или толстой перепонки разнообразной формы. У Acropera он похож на остроконечную шапочку, а в некоторых случаях он имеет форму языка или сердца (фиг. C), или седла, как, например, у некоторых видов Maxillaria, или же похож на толстую подушечку, например, у многих видов Oncidium, у которых ножка прикреплена не к центру диска, как это чаще бывает, а к краю диска. У *Angraecum distichum* и *sesquipedale* клювик выемчатый, и можно удалить два отдельных тонких перепончатых диска, из которых каждый несет на короткой ножке пыльцевую массу. У *Sarcanthus teretifolius* диск (фиг. D) имеет очень оригинальную форму, а так как рыльцевая полость глубока и тоже имеет своеобразную форму, то это приводит нас к тому предположению, что диск с большою аккуратностью прикрепляется к четырехугольной выступающей наперед голове какого-либо насекомого.*

В большинстве случаев существует прямое соотношение между длиной ножки и глубиной рыльцевой полости, в которую должны вводиться пыльцевые массы. Однако мы сейчас познакомимся с любопытными компенсаторными процессами, наблюдаемыми в некоторых немногих

* Замечу, что Дельпино (D e l p i n o, «Fecondazione nelle plante». Firenze, 1867, стр. 19), как он сам говорит, исследовал цветки Vanda, Oncidium, Epidendrum, Phaius, Dendrobium и в общем подтверждает мои данные.

случаях, когда в цветке одновременно имеются длинная ножка и неглубокое рыльце. После того, как диск и ножка удалены, форма оставшейся части клювика, естественно, изменяется: он становится слегка короче и тоньше, а иногда делается выемчатым. У Stanhopea удаляется вся периферическая часть конца клювика и остается только тонкий, заостренный иглообразный отросток, первоначально проходивший в центре диска.

Если мы теперь обратимся к схематическому рисунку (рис. 23) и представим себе, что изогнутый под прямым углом клювик тоньше, а расположенное внизу рыльце лежит ближе, чем это изображено, то мы увидим, что если бы насекомое, к голове которого прикреплены поллинии, полетело на другой цветок и заняло там как раз то самое положение, в каком оно находилось в момент прикрепления пыльцевых масс, то эти последние оказались бы в том именно положении, при котором они должны коснуться рыльца, в особенности, если бы они чуть-чуть опустились книзу под влиянием собственной тяжести. Все это и наблюдается у *Lycaste Skinnerii*, *Cymbidium giganteum*, *Zygopetalum Mackai*, *Angraecum eburneum*, *Miltonia Clowesii*, у одной Warrea и, как я полагаю, у *Galeandra funkii*.[33] Но если мы представим себе, что на нашей схеме рыльце, например, помещено в колонке гораздо ниже, на дне глубокой полости, или что пыльник расположен выше, или что ножка клювика имеет более крутой подъем и пр., то в подобных случаях, а все они наблюдаются у различных видов, насекомое с прилипшими к его голове поллиниями, перелетев на другой цветок, не поместило бы пыльцевых масс на рыльце, если бы их положение не изменилось сильно после их прикрепления.

Это изменение у многих Vandeae происходит таким же самым способом, который столь обычен для Ophreae, а именно при помощи перемещения поллиния книзу в течение приблизительно полминуты после его удаления с клювика. Это движение, обыкновенно приводившее к тому, что поллиний поворачивался приблизительно на четверть круга, я наблюдал в явственной форме у различных видов Oncidium, Odontoglossum, Brassia, Vanda, Aerides, Sarcanthus, Saccolabium, Acropera и Maxillaria. У *Rodriguezia suaveolens*[34] это поникание поллиниев замечательно по своей крайней медленности, а у *Eulophia virilis* благодаря своей незначительности. М-р Чарлз Райт в одном письме к проф. Аза Грею говорит, что на Кубе он наблюдал поллиний одного вида Oncidium, прикрепленный к какому-то шмелю, и сначала пришел к заключению, что я совершенно ошибся относительно опускания поллиниев; но через несколько часов поллиний переместился и занял то именно положение, которое требуется для опыления цветка. Я не уверен также, не происходит ли легкого опускания поллиниев по прошествии известного времени и в некоторых из тех, указанных выше, случаев, в которых они, как это кажется, не испытывают никакого перемещения книзу. У различных Ophreae гнезда пыльников расположены иногда позади, а иногда снаружи от рыльца, и соответственно этому поллинии совершают движение то внутрь, то наружу; но у Vandeae, насколько я наблюдал, пыльники всегда лежат прямо над рыльцем, и поллиний всегда перемещается прямо вниз. Однако у Calanthe два рыльца расположены наружу от гнезд пыльника, и поллинии, как мы увидим, приводятся в соприкосновение с рыльцами при помощи своеобразного механического приспособления частей.

У Ophreae местом, где происходит сокращение, обусловливающее наклонение поллиниев, служит верхняя поверхность липкого диска близ точки прикрепления каудикул; у большинства Vandeae этот пункт также расположен на верхней поверхности диска, но в том месте, где к нему прикреплена ножка, и следовательно, на значительном расстоянии от точки прикрепления настоящих каудикул. Сокращение вызывается гигрометрическими явлениями, но к этому вопросу я вернусь в девятой главе; вследствие этого движение не начинается, пока поллиний не будет удален из клювика и точка соединения между диском и ножкой не подвергнется действию открытого воздуха в течение нескольких секунд или минут. Если после сокращения и следующего за ним перемещения ножки весь аппарат поместить в воду, ножка медленно совершает обратное движение и снова занимает прежнее положение по отношению к липкому диску. Вынутая из воды, она опять наклоняется. Весьма важно отметить эти факты, так как это дает нам в руки критерий, при помощи которого это движение можно отличить от некоторых других движений.

У *Maxillaria ornithorhyncha* наблюдается случай, единственный в своем роде. Ножка клювика очень удлинена и совершенно прикрыта вытянутой передней губой пыльника, оставаясь, таким образом, влажной. Если ее вынуть, она быстро изгибается назад приблизительно посредине, складываясь вдвое, и таким образом становится в два раза короче прежнего. Помещенная в воду, она снова принимает свою первоначальную прямую форму. Если бы ножка не укорачивалась какимлибо образом, то цветок едва ли мог бы опыляться. После же этого движения поллиний, прикрепленный к какому-нибудь маленькому предмету, можно ввести в цветок, и комочки пыльцы легко прилипают к поверхности рыльца. Здесь мы имеем пример одного из тех упомянутых нами раньше компенсаторных процессов, совершающихся в поллиниях, которые стоят в связи с малой углубленностью рыльца.

В некоторых случаях, помимо гигрометрических движений, известную роль играет также эластичность. У *Aerides odoratum* и *virens* [35] и у одного вида *Oncidium* (*roseum*?) ножка клювика закреплена в прямолинейном направлении, будучи прижата с одного конца диском, а с другого — пыльником; однако, вследствие большой эластичности, она имеет наклонность отскакивать кверху под прямым углом к диску. Поэтому, если поллиний, приставший к какому-либо предмету посредством своего липкого диска, вынуть из пыльника, то ножка мгновенно подскакивает кверху и становится под прямым углом к первоначальному положению, пыльцевыми массами вверх. Это было замечено другими наблюдателями, и я согласен с ними, что цель, достигаемая при этом, заключается в том, чтобы высвободить пыльцевые массы из гнезд пыльника. После этого эластического скачка кверху начинается немедленно гигрометрическое движение вниз, которое, довольно странным образом, опять приводит ножку назад почти в то же самое положение относительно диска, какое она занимала в то время, когда составляла часть клювика. У Aerides конец ножки, к которому пыльцевые массы прикреплены посредством коротких свисающих каудикул, совершив свой скачок вверх, остается немного загнутым кверху, и этот изгиб, как кажется, хорошо приспособлен к тому, чтобы пыльцевые массы могли свалиться в глубокую полость рыльца поверх находящейся перед ней закраины. Различие между первым — эластическим — движением

и вторым, обратным ему — гигрометрическим — хорошо обнаруживалось при погружении в воду поллиния вышеупомянутого Oncidium'а после того, как оба эти движения уже совершились: ножка тогда перемещалась в то самое положение, которое она сначала заняла в силу эластичности, причем вода отнюдь не оказывала вредного влияния на это движение; когда же ножка вынималась из воды, она вторично начинала опускаться под влиянием гигрометрического движения.

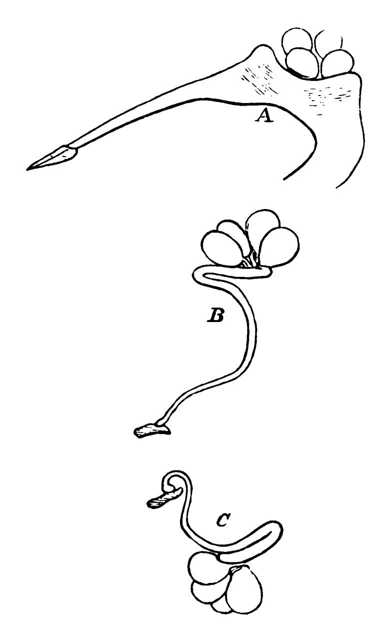


Рис. 25. Поллиний Ornithocephalus. (По наброску Фрица Мюллера).

А — поллиний, еще прикрепленный к клювику; его пыльцевые массы еще лежат внутри клинандрия на вершине колонки.

В — поллиний в том положении, которое он принимает сначала под влиянием эластичности ножки.

С — поллиний в том положении, которое он принимает под конец под влиянием гигрометрического движения.

У *Rodriguezia secunda* в ножке не происходило никакого гигрометрического движения вниз, как у упомянутой раньше *Rodriguezia suaveolens*, но зато наблюдалось быстрое перемещение книзу под влиянием эластичности; другого примера этого явления мне не случалось видеть; когда ножку клали в воду, она не обнаруживала ни малейшей наклонности принимать свое первоначальное положение, как это наблюдалось во многих других случаях.

У *Phalaenopsis grandiflora* и *amabilis*[36] рыльце малоуглубленное и ножка клювика длинная. Поэтому требуется некоторый уравнительный процесс, который совершается здесь под влиянием эластичности, а не так, как у *Maxillaria ornithorhyncha*. Опускания поллиния здесь не происходит; но когда он вынимается, то прямая ножка внезапно свертывается следующим образом (•—⌒—▪): точка слева изображает комочки пыльцы, а толстый значок справа — диск, в действительности треугольной формы. Ножка не выпрямляется, если положить ее в воду. Тот ее конец, к которому прикреплены комочки пыльцы, оказывается немного приподнятым после этого эластического движения, и ножка, приподнятая с одного конца и изогнутая кверху посредине, хорошо приспособлена к тому, чтобы пыльцевые массы могли упасть в глубокую рыльцевую полость поверх находящейся перед ней закраины. Фриц Мюллер сообщает мне один случай, когда укорачивание очень длинной ножки совершается частью под влиянием эластичности и частью при помощи гигрометрического движения. Один маленький Ornithocephalus, растущий в южной Бразилии, имеет очень длинную ножку, которая на фиг. А рис. 25 изображена плотно прилегающей к клювику. Освобождаясь, ножка внезапно изгибается и принимает форму, изображенную в В, а вскоре после этого свертывается под влиянием гигрометрического сокращения, причем получается оригинальная фигура, представленная в С. Помещенная в воду, она снова принимает форму, изображенную в В.



Calanthe: 1. *C. Victoria Regina*, 2. *C. bella*, 3. *C. buffordiense*.

Из «Reichenbachia», Orchids illustrated and described by F. Sanders, т. II, 2-я серия, табл. 63, London, 1894.

Calanthe masuca и гибридная форма *C. dominii* сильно отличаются по своему строению от большинства других Vandeae. Здесь мы имеем два овальных рыльца в виде ямок, лежащих по ту и по другую сторону клювика (рис. 26). Липкий диск овальной формы (фиг. В) хотя и не имеет ножки, но восемь пыльцевых масс прикреплены к нему посредством очень коротких и легко разрывающихся каудикул. Эти пыльцевые массы расходятся от диска лучами в виде пластинок веера. Клювик — широкий, и его бока с той и другой стороны образуют скат по направлению к боковым рыльцам, имеющим вид ямок. Если удалить диск, то

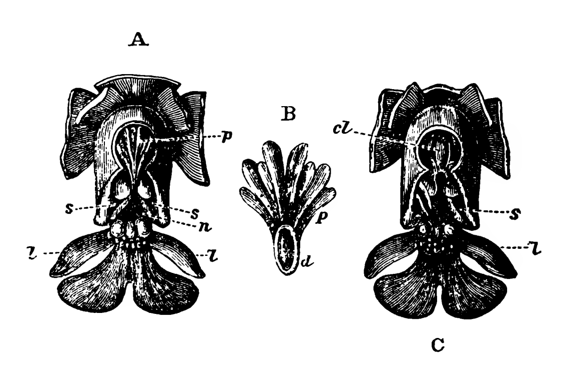


Рис. 26. *Calanthe masuca.*

p — пыльцевые массы, *s*, *s* — два рыльца, *n* — устье нектарника, *l* — губа, *d* — липкий диск, *cl* — клинандрий (на фиг. С) после удаления пыльцевых масс.

А — цветок сверху; гнездо пыльника удалено, и видны восемь пыльцевых масс, занимающих надлежащее положение внутри клинандрия; все чашелистики и лепестки отрезаны, за исключением губы.

В — пыльцевые массы, прикрепленные к липкому диску, который виден с нижней стороны.

С — цветок в том же положении, как и в А, но диск и пыльцевые массы удалены; теперь видна глубокая выемка в клювике и пустой клинандрий, в котором лежали пыльцевые массы. Внутри рыльца слева видны две пыльцевые массы, приставшие к его липкой поверхности.

можно видеть (фиг. С), что клювик посредине имеет глубокую выемку. Губа венчика соединена с колонкой почти до самой ее вершины, оставляя проход (*n*, А) к длинному нектарнику, под самым клювиком. Губа усажена своеобразными бородавчатыми шаровидными выростами.

Если в устье нектарника (фиг. А) ввести толстую иглу и затем вынуть ее, то вместе с ней удаляется и липкий диск с прикрепленным к нему изящным опахалом из пыльцевых масс, расходящихся лучами. Эти последние нисколько не изменяют своего положения. Но, если теперь иглу просунуть в нектарник другого цветка, концы пыльцевых масс необходимо должны упереться в верхние, по бокам покатые, стороны клювика и, раздвигаясь в ту и другую сторону, уткнуться в оба боковых ямкообразных рыльца. Так как тонкие каудикулы легко разрываются, то пыльцевые массы остаются на липких поверхностях обоих рылец, воткнувшись в них, подобно маленьким стрелам (смотри левое рыльце на фиг. С), и опыление цветка совершается простым способом, наблюдать который доставляет удовольствие.

Мне следовало бы указать, что боковые рыльца соединены между собою полоской рыльцевой ткани, проходящей под клювиком, и вероятно,

что некоторые из средних пыльцевых масс могут просунуться сквозь выемку в клювике и прилипнуть к этой полоске. Я тем более склонен держаться этого мнения, что у изящной *Calanthe vestita*, как оказалось, клювик так далеко простирается над боковыми рыльцами, что, очевидно, все пыльцевые массы должны быть просовываемы ниже его поверхности.

Следует остановиться также и на *Angraecum sesquipedale*, цветки которого, крупные, шестилучевые, похожие на звезды, сделанные из снежнобелого воска, возбуждали удивление путешественников на Мадагаскаре. Под губою венчика свешивается вниз зеленый бичевидный нектарник поразительной длины. У нескольких цветков, присланных мне м-ром Бетменом, нектарники оказались равны одиннадцати с половиной дюймам в длину, причем лишь нижние полтора дюйма были наполнены нектаром. Может возникнуть вопрос, какую пользу представляет нектарник столь несоразмерно длинный? Я полагаю, мы увидим, что опыление растения стоит в зависимости как от этой длины, так и от того, что нектар содержится только в нижнем утонченном конце. Однако поразительно, что какое бы то ни было насекомое оказывается в состоянии достать до нектара. У наших английских бражников (Sphinx) хоботки по длине равны телу, но на Мадагаскаре, значит, должны существовать ночные бабочки, у которых хоботки могут растягиваться в длину на десять-одиннадцать дюймов! Это мое мнение было поднято насмех некоторыми энтомологами, но теперь мы знаем, благодаря Фрицу Мюллеру,* что в южной Бразилии существует бабочка Sphinx, у которой хоботок обладает почти достаточной длиной, так как в высохшем состоянии он имел от десяти до одиннадцати дюймов. Невытянутый, он свернут в спираль, состоящую по меньшей мере из двадцати оборотов.

Клювик широкий и листовидный и выступает под прямым углом, образуя свод над рыльцем и над отверстием нектарника; он глубоко выщерблен щелью, которая увеличивается или расширяется на внутреннем конце. Поэтому клювик почти схож с клювиком Calanthe после удаления диска (см. рис. 26, C). Оба края щели с нижней стороны окаймлены около своих концов узкими полосками липкой перепонки, легко удаляющейся, так что здесь имеются два отдельных липких диска. К средине верхней поверхности каждого из них прикреплена короткая перепончатая ножка, на другом конце которой сидит пыльцевая масса. Под клювиком расположено узкое рыльце, имеющее форму валика.

В течение некоторого времени я не мог понять, каким образом удаляются поллинии у этой орхидеи и как опыляется рыльце. Я просовывал щетинки или иглы в нектарник через открытое устье или через щель в клювике и не добился никакого результата. Тогда мне пришло в голову, что ввиду длины нектарника цветок должен посещаться крупными ночными бабочками, хоботки которых при основании толсты, и что даже самая крупная бабочка должна просовывать свой хоботок как можно дальше вниз, чтобы высосать нектар до последней капли. Просунет ли ночная бабочка свой хоботок сначала через открытый вход в нектарник, — что представляется наиболее вероятным, принимая во внимание форму цветка, — или же через щель в клювике, она все равно окажется, в конце концов, вынужденной вдвинуть хоботок через щель, чтобы высосать нектар, ибо этот путь — самый прямой; а при легком

* См. письмо и рисунок Германа Мюллера в «Nature», 1873, стр. 223.

надавливании весь листовидный клювик опускается. Расстояние от наружной стороны цветка и до конца нектарника может быть таким образом сокращено приблизительно на четверть дюйма. Поэтому я взял цилиндрическую палочку в одну десятую дюйма в поперечнике и просунул вниз через щель клювика. Края легко разошлись и опустились книзу вместе со всем клювиком. Когда я затем медленно вытащил цилиндр, то клювик вследствие упругости приподнялся, и края щели загнулись кверху, так что цилиндр был обхвачен ими. При этом липкие полоски перепонки по ту и другую сторону щели пришли в соприкосновение с цилиндром и крепко пристали к нему, и пыльцевые массы были удалены. Таким способом мне каждый раз удавалось удалять поллинии, и, мне думается, нельзя сомневаться в том, что крупная бабочка и будет действовать именно так, т. е. она просунет свой хоботок до самого основания в щель клювика, чтобы достать до конца нектарника, и тогда поллинии, приставшие к основанию хоботка, будут наверное удалены.

Мне не удалось оставлять пыльцевые массы на рыльце с таким же успехом, с каким я удалял их. Так как края щели клювика должны загнуться кверху прежде, чем диски пристанут к цилиндрическому телу во время его вытаскивания, то пыльцевые массы прикрепляются, несколько отступя от его основания. Два диска не всегда приставали как раз к противолежащим точкам. Когда теперь ночная бабочка вторично вводит в нектарник свой хоботок с прикрепленными к его основанию поллиниями и изо всех сил старается опустить клювик возможно ниже, пыльцевые массы обыкновенно ложатся на узкое валикообразное рыльце, выступающее под клювиком, и пристают к нему. Когда я поступал таким образом с поллиниями, прикрепленными к какому-нибудь цилиндрическому предмету, поллинии дважды отрывались и оставались на поверхности рыльца, прилипнув к ней.

Если в лесах своей родины этот вид Angraecum отделяет больше нектара, чем мощные растения, присланные мне м-ром Бетменом, так что нектарник иногда оказывается наполненным, то и мелкие ночные бабочки могут получить свою долю, но они не могут принести пользы растению. Поллинии останутся не унесенными, пока какая-нибудь исполинская ночная бабочка с поразительно длинным хоботком не попытается осушить последнюю каплю.* Если бы подобные крупные бабочки вымерли на Мадагаскаре, то и этот Angraecum, наверное, вымер бы. С другой стороны, так как нектар сохраняется в безопасности от расхищения другими насекомыми — по крайней мере в нижней части нектарника,— то вымирание этого вида Angraecum, вероятно, было бы серьезным ущербом для этих ночных бабочек. Таким образом, мы можем понять, каким путем эта поразительная длина нектарника получилась в результате последовательных видоизменений. По мере того, как некоторые мадагаскарские ночные бабочки становились крупнее путем естественного отбора в зависимости от общих условий существования

* М-р Белт высказывает предположение (Belt, «Naturalist in Nicaragua», 1874, стр. 133), что большая длина нектарника у этого растения служит для предотвращения высасывания нектара другими ночными бабочками, не приспособленными к опылению его цветков, и что этим можно объяснить его развитие. Я нисколько не сомневаюсь в справедливости самого принципа, но он едва ли приложим здесь, так как ночная бабочка должна быть вынуждена просовывать свой хоботок как можно глубже в цветок.

в личиночном или взрослом состоянии, или по мере того, как один только хоботок удлинялся с целью добывания меда из этого Angraecum и из других глубоких трубчатых цветков, — наилучше опыленными должны были оказываться те особи этого вида Angraecum, которые имели наиболее длинные нектарники (а длина этих последних у некоторых орхидей сильно изменчива) и которые, следовательно, ставили бабочек в необходимость просовывать свои хоботки вплоть до самого их основания. Эти растения должны были приносить всего больше семян, а потомство, выросшее из этих семян, должно было обыкновенно наследовать длинные нектарники. И так дело должно было обстоять и у этих растений, и у этих бабочек в течение последовательного ряда поколений. Таким образом, между нектарником у Angraecum и хоботком известных ночных бабочек, повидимому, происходило состязание в том, чья длина окажется больше, и победителем оказался Angraecum, так как он благоденствует и изобилует в лесах Мадагаскара и попрежнему доставляет затруднение каждой бабочке, вынуждая ее просовывать свой хоботок как можно глубже, чтобы высосать последнюю каплю нектара.

Я мог бы прибавить к этому описание еще и многих других любопытных подробностей у Vandeae, в особенности на основании писем Фрица Мюллера, относящихся к бразильским видам, но это утомило бы читателя. Я должен, однако, сделать несколько замечаний относительно некоторых видов, опыление которых остается тайной ввиду главным образом узости устья рыльца, так как она крайне затрудняет введение пыльцевых масс. Я наблюдал в течение нескольких лет два близко родственных вида или разновидности Acropera, именно *A. luteola* и *loddigesii*,[37] и каждая подробность их строения кажется как бы нарочно приспособленной к тому, чтобы сделать опыление почти невозможным. Мне едва ли случалось встретиться с каким-нибудь другим подобным случаем, хотя я не могу сказать, чтобы мне вполне были понятны приспособления у какой-либо орхидеи, так как, чем дальше я изучаю даже какой-нибудь из наших обыкновеннейших британских видов, тем больше открывается новых и удивительных приспособлений.

Тонкий и удлиненный клювик Acropera выступает под прямым углом к колонке (см. диаграмму рис. 23), и ножка поллиния, конечно, также длинна и гораздо тоньше. Диск состоит из чрезвычайно маленького колпачка, липкого внутри, облегающего конец клювика. Липкое вещество подсыхает лишь медленно. Верхний чашелистик образует колпак, окружающий и защищающий колонку. Губа венчика представляет собой весьма своеобразный орган, не поддающийся описанию. Она сочленена с колонкой посредством тонкой полоски, до того эластичной и гибкой, что она колеблется при малейшем дуновении ветерка. Губа свисает вниз, и сохранение этого положения, повидимому, важно, так как ножка (завязь) каждого цветка изогнута полукругом, так что она уравновешивает повислость самого растения. Два верхних лепестка и боковые доли губы венчика указывают дорогу внутрь верхнего чашелистика, имеющего форму колпака.

Поллиний, прикрепляясь при помощи своего диска к какому-нибудь предмету, проделывает обычное движение, опускающее его книзу, и это представляется излишним, так как рыльцевая полость лежит (см. диаграмму рис. 25) высоко у основания выдающегося под прямым углом клювика, но это затруднение сравнительно ничтожно; настоящее

же затруднение заключается в том, что устье рыльцевой камеры настолько узко, что пыльцевые массы почти не могут быть протиснуты в него, хотя они и состоят из тонких пластинок. Я сделал несколько попыток, и лишь в трех-четырех случаях они оказались успешными; даже после того, как я сушил их перед огнем в течение четырех часов и, таким образом, заставлял их немного сжиматься, мне редко удавалось протиснуть их внутрь рыльца. Я рассматривал совсем молодые цветки, и почти совсем увядшие, потому что мне пришло в голову, что, быть может, устье рыльцевой полости бывает шире в какой-нибудь период роста, но затруднение при просовывании оставалось тем же самым. Если мы теперь обратим внимание на то, что липкий диск необычайно мал, и следовательно — он прилипает не так прочно, как у других орхидей, имеющих крупный диск, и что, с другой стороны, ножка очень длинна и тонка, то, казалось бы, совершенно необходимо, чтобы рыльцевая полость не была сильно сужена, а, напротив, была необычайно велика, так чтобы поллиний легко мог быть введен в нее. Кроме того, липкость этой рыльцевой полости, как показали наблюдения д-ра Гукера, очень невелика.

Цветки не отделяют нектара * в тот период, когда они готовы к опылению, но это не представляет затруднения: доктор Крюгер видел, как шмели обгрызали выросты на губе венчика у близко родственной *Gongora maculata*,[38] и потому почти нельзя сомневаться в том, что дистальная чашевидная часть губы венчика у Acropera представляет подобную же приманку для насекомых. После бесчисленных опытов на много ладов я нашел, что поллинии могут быть удалены наверняка лишь посредством подталкивания клювика несколько вверх при помощи кисточки из верблюжьего волоса, которую следует держать в таком положении, чтобы ее кончик скользнул по нижней стороне клювика и содрал с его оконечности маленький липкий колпачок, в который и проникают волоски, крепко приклеиваясь к нему. Я нашел далее, что если кисточку с поллинием, прикрепленным таким образом к ее кончику, просунуть внутрь рыльцевой полости, устье которой снабжено острым краем, и затем вынуть из нее, то конец ножки, на которой сидит липкий колпачок, остается внутри полости, прилипая к ней, а здесь же вблизи и снаружи остаются пыльцевые массы. Этот опыт был произведен над многими цветками, и три из них образовали отличные коробочки. Скотту также удалось опылить два цветка тем же самым, казалось бы, неестественным способом; подобным же образом он достиг цели, поместив в устье рыльцевой полости массу, смоченную липким веществом, взятым от другого рода орхидей. Эти факты заставляют меня предполагать, что какое-то насекомое с брюшком, конец которого вытянут в острие, садится на цветок и затем поворачивается, чтобы обгрызть дистальную часть губы венчика. Действуя таким образом, оно удаляет поллиний, липкий колпачок которого пристает к концу его брюшка. Затем насекомое посещает другой цветок, а тем временем ножка успевает опуститься и лечь плашмя на спинку насекомого; заняв то же положение, как и раньше, насекомое окажется в состоянии

* М-р Скотт наблюдал, что у Acropera и у двух видов близкого рода Gongora после опыления цветков из передней части колонки в изобилии выпотевает нектар, между тем как в другое время ему не удавалось найти и следа нектара. Следовательно, это выпотевание не может принести пользы растению в отношении опыления и должно рассматриваться просто, как выделение.

ввести кончик брюшка в рыльцевую полость, и липкий колпачок будет сорван прочь лежащей впереди ее закраиной, и пыльцевые массы останутся тут же рядом снаружи, как это и было в вышеописанных опытах. Всему этому процессу, вероятно, благоприятствует колебательное движение, которое проделывает губа в то время, как насекомое обгрызает ее. Все это описание очень неправдоподобно, но, насколько я могу судить, только оно одно объясняет опыление этого цветка.

Близкие [к Acropera] роды Gongora, Acineta и Stanhopea представляют почти то же самое затруднение ввиду узости входа в рыльцевую полость. Скотт неоднократно, но тщетно пытался протиснуть пыльцевые массы в рыльце *Gongora atro-purpurea* и *truncata*; но он легко опылял их, срезая клинандрий и помещая пыльцевые массы на рыльце, обнаженное таким способом, подобно тому как он делал это и с Acropera. Д-р Крюгер говорит,* что «*Gongora maculata* часто приносит плоды в Тринидаде. Она посещается, насколько я мог заметить, исключительно в дневное время, одною великолепной пчелой, вероятно, каким-нибудь видом Euglossa, язык которой почти в два раза длиннее тела; он выступает позади брюшка и загнут там кверху. Так как эти пчелы прилетают только для объедания и обгладывания передней стороны губы венчика, то при каждом движении насекомого назад его торчащий кверху язык касается железки (т. е. липкого диска), или, по крайней мере, приближается к ней. При этом она едва ли преминет раньше или позже нагрузить на себя пыльцевые массы, которые затем легко вводятся в рыльцевую щель. Впрочем, я пока еще не наблюдал этого факта». Меня удивляет, что д-р Крюгер говорит о введении пыльцевых масс, как о легком деле, и я полагаю, что он, должно быть, производил свои опыты с высохшими и съежившимися массами. Загнутый кверху необычайно удлиненный хоботок, выступающий позади брюшка, будет так же годен для этой цели, как и заостренный конец брюшка, который, как я предполагаю, служит орудием для удаления пыльцевых масс у Acropera; но я думаю, что у Gongora в рыльцевую полость вводится не липкий диск, а широкие свободные концы пыльцевых масс. Как и у Acropera, я нашел, что почти невозможно просунуть пыльцевые массы Gongora в рыльце; но некоторые из них, удаленные из пыльника и остававшиеся на солнце в течение почти пяти часов, сжимались и образовали тонкие пластинки, и эти последние без больших затруднений удавалось ввести в щелевидное отверстие рыльца. В жарких местностях поллинии, прикрепленные к насекомому, перелетающему с места на место, должны съеживаться спустя известное время, и происходящее отсюда промедление должно обеспечивать цветкам опыление пыльцою другого растения.

Относительно Stanhopea д-р Крюгер говорит,** что в Вест-Индии одна пчела (Euglossa) часто посещает цветки с целью обгладыванья губы венчика, и он поймал одну пчелу с поллинием, прикрепленным к ее спине, но он прибавляет, что не может понять, каким образом пыльцевые массы вводятся в узкое устье рыльца. У *Stanhopea oculata* я нашел, что поллинии почти всегда можно было заставить прилипнуть к пальцу,

* Crüger, «Journ. Linn. Soc. Bot.», т. VIII, 1864, стр. 131.

** Crüger, «Journ. Linn. Soc. Bot.», т. VIII, 1864, стр. 130. Бронн описал строение *Stanhopea devoniensis* в своем немецком переводе первого издания этой книги.

обнаженному или покрытому перчаткой, осторожно скользя им вниз по вогнутой поверхности колонки, изогнутой дугою, но это случалось лишь в течение недолгого времени после распускания цветков, когда они бывают весьма пахучи. Когда я снова проводил пальцем по колонке вниз, то поллинии почти всегда сдирались острым краем рыльцевой камеры и прикреплялись подле самого ее входа. Цветки, с которыми я поступал подобным образом, иногда, хотя редко, образовывали коробочки. Удаление поллиниев с моего пальца, повидимому, зависело от существования точки, выдающейся над липким диском и, как я предполагаю, специально приспособленной для этой цели. Если это так, то пыльцевые массы должны выпускать свои трубочки, хотя бы они не были введены в рыльцевую камеру. Могу прибавить, что пыльцевые массы очень мало съеживаются при полном высыхании, и что в этом состоянии их нелегко было ввести в рыльце.

У Cirrhaea и Notylia, принадлежащих к другому подотделу Vandeae, вход в рыльце, как сообщает Фриц Мюллер,* точно так же настолько сужен, что поллинии лишь с большим трудом могут быть введены в него. Он нашел, что у Cirrhaea этого можно было достигнуть легче после того, как пыльцевые массы немножко съеживались вследствие высушивания в течение получаса или часа. Он наблюдал два цветка, в рыльца которых каким-то естественным образом были введены пыльцевые массы. Несколько раз, когда он протискивал концы пыльцевых масс в устье рыльца, он был свидетелем весьма любопытного процесса — заглатывания. Конец пыльцевой массы разбухает вследствие поглощения влаги, а так как рыльцевая камера постепенно расширяется книзу, то разбухающая часть проталкивается вниз, и, в конце концов, вся масса увлекается внутрь камеры и исчезает. У Notylia Фриц Мюллер наблюдал, что вход в рыльце становился немножко больше, после того как цветок оставался распустившимся в течение приблизительно недели. Каким бы образом ни опылялось это последнее растение, несомненно, что его опыление должно совершаться посредством пыльцы, взятой с другой особи, так как оно представляет один из тех необыкновенных примеров, когда собственная пыльца действует на рыльца, как яд.[39]

В предыдущем издании этой книги было показано, что завязи зрелых цветков у Acropera совсем не содержат семяпочек, но при объяснении этого факта я впал в большую ошибку, заключив, что растение это раздельнополое. Впрочем, я скоро убедился в своей ошибке, благодаря м-ру Скотту, которому удалось опылить эти цветки их собственной пыльцой. Замечательное открытие, сделанное Гильдебрандом,** а именно, что у многих орхидей семяпочки не развиваются, пока рыльце не будет пронизано пыльцевыми трубочками, и что их развитие начинается лишь спустя несколько недель или даже месяцев, объясняет то состояние завязи у Acropera, которое я наблюдал. Точно так же, по наблюдению Фрица Мюллера,*** семяпочки у многих эндемичных Epidendreae и Vandeae Бразилии остаются в весьма мало развитом состоянии в течение нескольких месяцев (а в одном случае даже в течение полугода) после того, как цветки были опылены. Он предполагает, что растение, образующее сотни тысяч семяпочек, растратило бы много силы, если бы они

* F. Müller, «Bot. Zeitung», 1868, стр. 630.
** Hildebrand, «Bot. Zeitung», 1863, 30 октября и след., и 4 августа 1865.
*** F. Müller, «Bot. Zeitung», 1868, стр. 164.

образовались, а потом не были оплодотворены; а мы знаем, что опыление у многих орхидей — операция сомнительная и трудная. Поэтому подобным растениям выгодно, чтобы семяпочки совсем не развивались, пока пыльцевые трубочки не пробуравят рыльца и пока, таким образом, не будет обеспечено оплодотворение цветка.

Coryanthes. — Я закончу эту главу описанием опыления цветков у Coryanthes, совершающееся таким способом, который, пожалуй, и можно было бы предугадать на основании строения цветка, но который показался бы крайне невероятным, если бы он не был несколько раз засвидетельствован одним внимательным наблюдателем, а именно покойным д-ром Крюгером, директором ботанического сада в Тринидаде. Цветки очень крупные и свисают вниз. Дистальная часть губы (L на рис. 27) превращена в большое ведро (B). Прямо над ним находятся два придатка (H), отходящие от суженного основания губы, которые отделяют так много жидкости, что можно видеть, как ее капли падают в ведро. Эта жидкость прозрачна и так мало сладка, что не заслуживает названия нектара (хотя по своей природе она, очевидно, одинакова с ним) и не служит для привлечения насекомых. Меньер исчисляет приблизительно в одну английскую унцию * все количество, выделяемое одним цветком. Когда ведро полно, жидкость вытекает через трубочку (P). Над самой трубкой выступает в виде навеса конец колонки, на котором находятся рыльца и пыльцевые массы, занимающие такое положение, что насекомое, пробираясь из ведра сквозь этот проход, сначала заденет своей спинкой за рыльца, а потом за липкие диски поллиниев и таким образом удалит их. Теперь мы подготовлены к тому, чтобы слушать рассказ д-ра Крюгера об опылении близко-родственного вида *Coryanthes macranta*, у которого губа снабжена гребнем.** Замечу прежде, что он прислал мне экземпляры пчел, которые, как он видел, обгладывали эти гребни и которые, как мне сообщил м-р Ф. Смит, принадлежат к роду Euglossa. Д-р Крюгер рассказывает, что можно «видеть, как эти пчелы в больших количествах оспаривают друг у друга место на краю гипохиля (т. е. базальной части губы венчика). Частью вследствие этой борьбы, частью, быть может, под влиянием опьянения веществом, которое пчелы с жадностью поедают, они сваливаются в ведро, наполовину наполненное жидкостью, которая выделяется органами, расположенными у основания колонки. Тогда они начинают карабкаться в воде по направлению к передней стороне ведра, где для них есть проход между отверстием ведра и колонкой. Если выйти на поиски пораньше, так как эти перепончатокрылые просыпаются рано, то в каждом цветке можно видеть, как совершается опыление. Пчела, пролагая себе дорогу из ванны, которую она невольно приняла, должна употреблять значительное усилие, так как отверстие эпихиля (т. е. дистальной части губы) и передняя поверхность колонки плотно приходятся друг к другу и очень жестки и упруги; поэтому

* Ménière, «Bulletin de la Soc. Bot. de France», т. II, 1855, стр. 351.

** Crüger, «Journal of Linn. Soc. Bot.», т. VIII, 1864, стр. 130. Существует рисунок, изображающий этот вид в Paxton's «Mag. of Botany», т. V, стр. 31, но он слишком сложен, а потому мы и не приводим его здесь. Существуют также рисунки, изображающие *C. feildingii* в «Journal of Hort. Soc.», т. III, стр. 16. Я очень благодарен м-ру Тизельтону Дайеру за то, что он обратил мое внимание на эти рисунки.

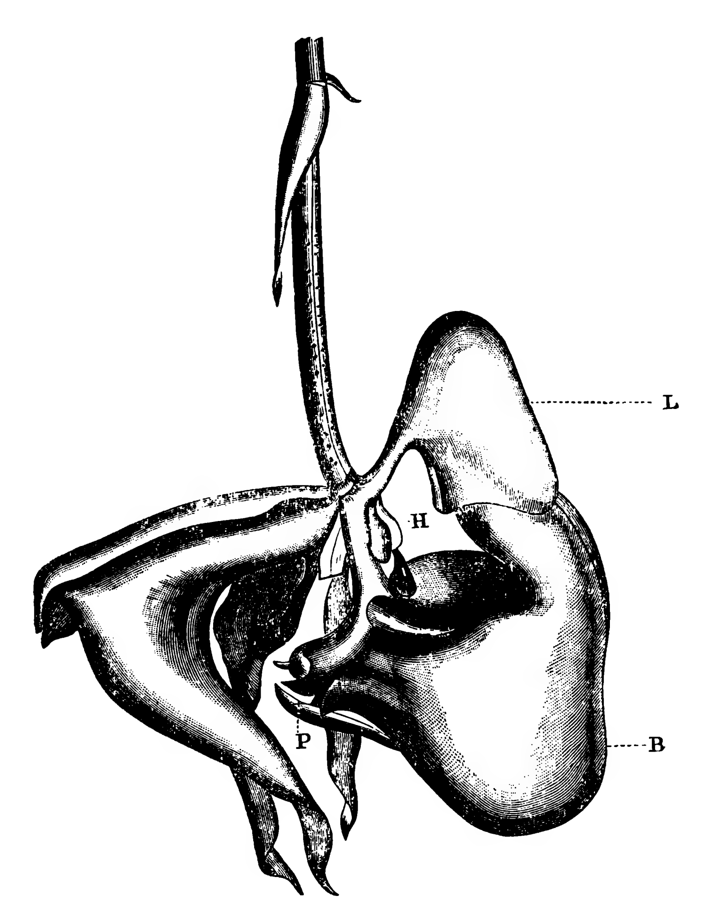


Рис. 27. *Coryanthes speciosa.*
(Рисунок заимствован из «Vegetable Kingdom» Линдли).
L — губа, B — ведро губы, H — придатки, выделяющие жидкость; P — сточная трубочка ведра, над которой навис конец колонки, несущей пыльник и рыльце.

железка пыльцевой массы прилипнет к спинке первой же пчелы, погрузившейся в ведро. Затем насекомое обыкновенно выбирается через этот проход и выходит наружу с подобным своеобразным придатком, для того чтобы почти немедленно же снова приняться за еду; при этом оно обыкновенно вторично сваливается в ведро, выбирается из него через то же самое отверстие и, протискиваясь наружу, вводит пыльцевые массы в рыльце и, таким образом, опыляет тот же или какой-нибудь другой цветок. Мне часто случалось видеть это, а иногда пчел собирается так много, что получается непрерывная процессия сквозь вышеупомянутый проход».

Не может быть ни малейшего сомнения в том, что опыление этого цветка стоит в безусловной зависимости от выползания насекомых через проход, образованный концом губы венчика и нависшей над ним колонкой. Если бы большой дистальный участок губы, или ведро, было сухо, то насекомые легко могли бы ускользнуть, улетев прочь. Поэтому мы должны думать, что жидкость, выделяемая придатками в таком необычайном количестве и собирающаяся в ведре, служит не вкусной приманкой для пчел, которые, как известно, грызут губу венчика, но средством для смачивания крыльев, вследствие чего они оказываются вынуждены ползком выбираться сквозь упомянутый проход.

Теперь я описал, — может быть, слишком подробно, — немногие из тех многочисленных приспособлений, посредством которых опыляются Vandeae. Относительное положение и форма отдельных частей, трение, липкость, эластичные и гигрометрические движения, прекрасно приспособленные друг к другу, — все пускается здесь в ход. Но все эти приспособления стоят в зависимости от содействия насекомых. Без их помощи ни одно растение в этом семействе, принадлежащее к исследованным мною видам 29 родов, не принесло бы семени. В большинстве случаев несомненно также, что насекомые удаляют поллинии лишь тогда, когда выбираются из цветка, и, улетая с ними, устанавливают связь между двумя цветками, обыкновенно принадлежащими двум различным растениям. Без этого дело едва ли может обойтись во всех многочисленных случаях, когда поллинии, удаленные из клювика, медленно изменяют свое положение, с тем чтобы принять надлежащее направление для соприкосновения с рыльцем, потому что за этот промежуток времени насекомые успеют перелететь с цветков одного растения, которое будет исполнять роль самца, к цветкам другого, которое будет играть роль самки.

ГЛАВА VII

VANDEAE (*продолжение*).— CATASETIDAE

Catasetidae, самые замечательные из всех орхидей. — Механизм, посредством которого поллинии у Catasetum выбрасываются на расстояние и переносятся насекомыми. — Чувствительность рожков клювика. — Необыкновенное различие в мужских, женских и гермафродитных формах *Catasetum tridentatum*.— *Mormodes ignea*, любопытное строение цветков, выбрасывание поллиниев. — *Mormodes luxata*. — *Cycnoches ventricosum*, способ опыления.

Я оставил для отдельного описания одно подсемейство Vandeae, именно Catasetidae, которое, по моему мнению, нужно считать самым замечательным из всех орхидей.

Я начну с рода Catasetum. Беглый осмотр цветка показывает, что здесь, как и у большинства других орхидей, потребна некоторая механическая помощь для удаления пыльцевых масс из их гнезд и переноса их на рыльцевую поверхность. Кроме того, мы сейчас увидим, что Catasetum — исключительно мужская форма; таким образом, пыльцевые массы должны быть перенесены на женское растение, чтобы образовались семена. Поллиний снабжен липким диском огромного размера; но этот диск по расположению своему не может задеть посещающее цветок насекомое и прилипнуть к нему; вместо того он завернут внутрь и прилегает к верхней и задней поверхности полости, которую нужно назвать рыльцевой полостью, хоть она и действует в качестве рыльца. В этой полости нет ничего для привлечения насекомых; даже если бы они и вошли в нее, липкая поверхность диска едва ли могла бы притти в соприкосновение с ними.

Как же тогда поступает природа? Она одарила эти растения тем, что́ — за недостатком лучшего термина — должно быть названо чувствительностью, и замечательной способностью стремительно выбрасывать поллинии даже на значительное расстояние. И вот, когда к некоторым определенным точкам цветка прикоснется насекомое, поллинии вылетают из него, как стрела, только без острия, но снабженная тупым и крайне липким кончиком. Насекомое, потревоженное таким резким ударом или наевшееся досыта, рано или поздно улетает к женскому растению, и, пока насекомое сидит в такой же позе, как и прежде, несущий пыльцу конец стрелы внедряется в рыльцевую полость, и масса пыльцы остается на ее липкой поверхности. Так и только так могут опыляться пять рассмотренных мною видов Catasetum.

У многих орхидей, как, например, у Listera, Spiranthes и Orchis, поверхность клювика настолько чувствительна, что при прикосновении

или под действием паров хлороформа разрывается по некоторым определенным линиям. Так бывает и в группе Catasetidae, но с тем замечательным различием, что у Catasetum клювик вытянут в два изогнутых заостряющихся рожка, или, как я буду называть их, щупальца (antennae), стоящих над губою, куда садятся насекомые. Если к ним прикоснуться хотя бы очень легко, они сообщают некоторый толчок перепонке, которая окружает диск поллиния и соединяет его со смежной поверхностью, причем в перепонке происходит мгновенный разрыв; как только он произойдет, диск внезапно становится свободным. Мы видели также у нескольких Vandeae, что ножки поллиниев прикреплены плашмя в напряженном состоянии и чрезвычайно упруги, так что, будучи освобождены, они немедленно соскакивают, повидимому, для того, чтобы отделить пыльцевые массы от гнезд пыльников. С другой стороны, в роде Catasetum ножки прикреплены в изогнутом положении; будучи освобождены разрывом прикрепленных краев диска, они выпрямляются с такой силой, что не только извлекают комочки пыльцы вместе с гнездами пыльников из мест прикрепления, но весь поллиний выталкивается вперед, через кончики так называемых щупальцев и далеко за их пределы, иногда на расстояние двух-трех футов. Таким образом, как и всюду в природе, существовавшие первоначально строение и способности применяются для новых целей.[40]

*Catasetum saccatum.** — Я опишу сначала мужские формы, которые относятся в пяти видам, обнимаемым родовым названием Catasetum. Общий вид описываемого растения представлен на прилагаемом рис. 28. Боковой вид цветка, у которого отрезаны все чашелистики и лепестки, кроме губы, показан в B; A изображает колонку спереди. Верхний чашелистик и два верхних лепестка окружают и защищают колонку; два нижних чашелистика выступают под прямыми углами. Цветок сидит более или менее наклонно в ту или другую сторону, но губа опущена вниз, как показано на рисунке. Тусклые медные оттенки и оранжевые крапины, зияющая впадина в большой бахромчатой губе, щупальца, из которых одно торчит вперед, другое свешивается вниз, придают этим цветкам странный, мрачный вид, — нечто, напоминающее рептилий.

Спереди колонки, посредине, можно видеть глубокую рыльцевую полость (рис. 28, A, *s*), но лучше всего она показана на разрезе (рис. 29, C, *s*), где все части несколько удалены друг от друга с тем, чтобы весь механизм стал понятнее. Посреди кровли рыльцевой полости, далеко в глубине (*d* в A рис. 28) чуть виднеется обращенный кверху передний край липкого диска. Верхняя перепончатая поверхность диска до разрыва соединена с бахромчатыми основаниями двух щупальцев, между которыми он лежит. Клювик выступает над диском и рыльцевой полостью (смотри разрез C, рис. 29) и продолжается с обеих сторон так, что образует два щупальца; средняя часть прикрыта лентовидной ножкой (*ped*) поллиния. Нижний конец ножки прикреплен к диску, а верхний — к двум пыльцевым массам (*p*) внутри гнезда пыльника. В своем естественном положении ножка сильно изогнута вокруг выдающегося клювика: будучи освобождена, она стремительно выпрямляется, и в то же время ее боковые края закручиваются внутрь. В раннем

* Я много обязан м-ру Джемсу Вейчу из Челси за первый виденный мною экземпляр этой орхидеи; впоследствии м-р С. Рекер, столь известный своей великолепной коллекцией орхидей, великодушно прислал мне два прекрасных соцветия и любезнейшим образом помогал мне присылкой других экземпляров.

периоде роста она нераздельна с клювиком, но впоследствии отделяется от него вследствие растворения слоя клеток.

Освобожденный и выпрямившийся поллиний представлен в D, рис. 29. Его нижняя поверхность, соприкасающаяся с клювиком, показана в E, с закрученными теперь внутрь боковыми краями ножки. На этом последнем изображении показаны щели на нижних сторонах двух пыльцевых масс. Внутри этих щелей, близ основания их, прикреплен слой крепкой растяжимой ткани, образующей каудикулы, посредством которых пыльцевые массы соединены с ножкой. Нижний конец ножки присоединен к диску гибким сочленением, не встречающимся ни в каком другом роде; таким образом ножка может ходить взад и вперед, насколько позволяет обращенный кверху (фиг. D) конец диска. Диск широк и толст; он состоит из крепкой верхней перепонки, с которой соединена ножка, и лежащей ниже очень толстой подушки, состоящей из рыхлого, хлопьевидного и липкого вещества. Задний край — самая липкая часть, и он неизбежно первым ударяется о всякий предмет, когда поллиний выбрасывается. Липкое вещество скоро затвердевает. Вся поверхность диска до выбрасывания остается влажной, плотно прилегая к кровле рыльцевой полости; но на разрезе (фиг. C) она представлена, как и остальные части, несколько удаленной от кровли.

Соединительная перепонка пыльника (*a* на всех рисунках) вытягивается в острие, слабо прилегающее к заостренному концу колонки; этот заостренный конец (*f*, фиг. C) есть гомолог нити пыльника.

Пыльник устроен так своеобразно, повидимому, для того, чтобы он действовал, как рычаг; таким образом, он может легко оторваться, получив толчок в нижний конец, когда вследствие эластичности ножки выбрасывается поллиний.

Губа сидит под прямым углом к колонке или несколько свешивается вниз: ее боковые и основные лопасти подвернуты под среднюю часть, так что насекомое может стать только против колонки. Посреди губы находится глубокая впадина, окаймленная гребешками. Эта впадина не выделяет нектара, но стенки ее толсты, мясисты, на вкус сладковаты и питательны; дальше будет показано, что насекомые грызут их. Конец левого щупальца расположен непосредственно над впадиной, и насекомое неизбежно прикоснется к нему, посещая почему-либо эту часть губы.

Щупальцы — самые своеобразные органы этого цветка и не встречаются ни в каком другом роде. Они образуют неподатливые изогнутые рожки, суживающиеся в острие. Они состоят из узкой полоски перепонки, края которой, будучи закручены внутрь, соприкасаются; поэтому каждый рожок трубчатый, со щелью по одной стороне, наподобие ядовитого зуба змеи. Они составлены из многочисленных весьма вытянутых, обыкновенно шестиугольных клеток, с обоих концов заостренных, и эти клетки (подобно клеткам в большинстве других тканей цветка) имеют ядра с ядрышками. Щупальцы являются продолжением боков передней поверхности клювика. Так как липкий диск неразделен с перепончатой бахромкой по обеим сторонам его и так как эта бахромка нераздельна с основаниями щупалец, то последние органы находятся в прямой связи с диском. Ножка поллиния проходит, как уже указано, между основаниями обоих щупалец. Щупальцы свободны не на всем своем протяжении: их наружные края на значительном пространстве соединены с краями рыльцевой полости и сливаются с ними.

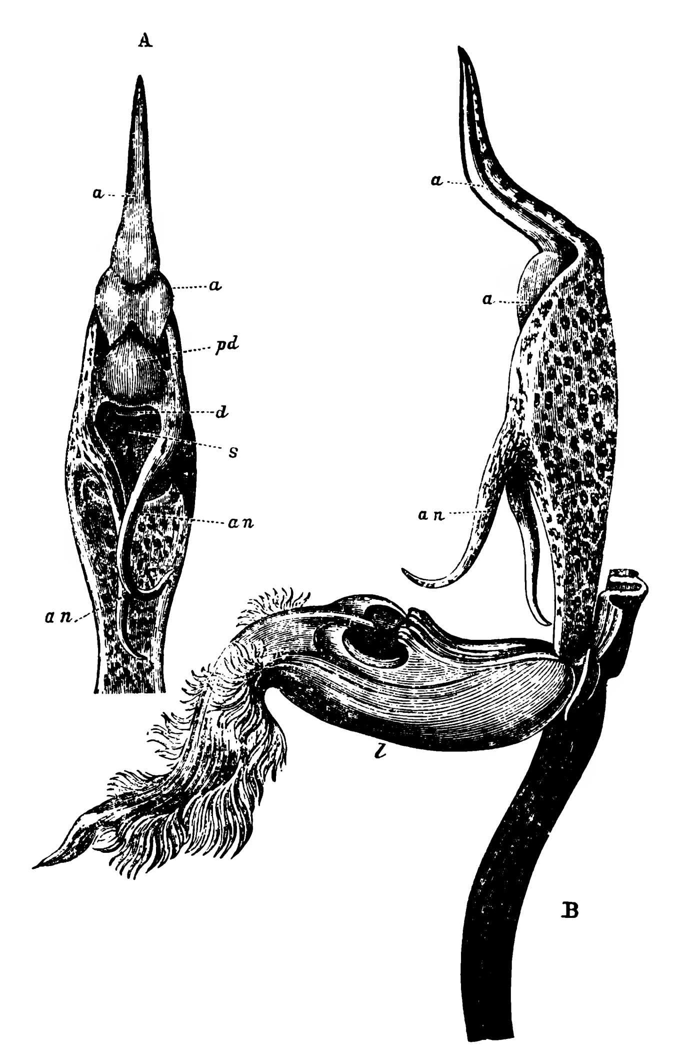


Рис. 28. *Catasetum saccatum.*
[Объяснение буквенных обозначений см. в подписи к рис. 29].

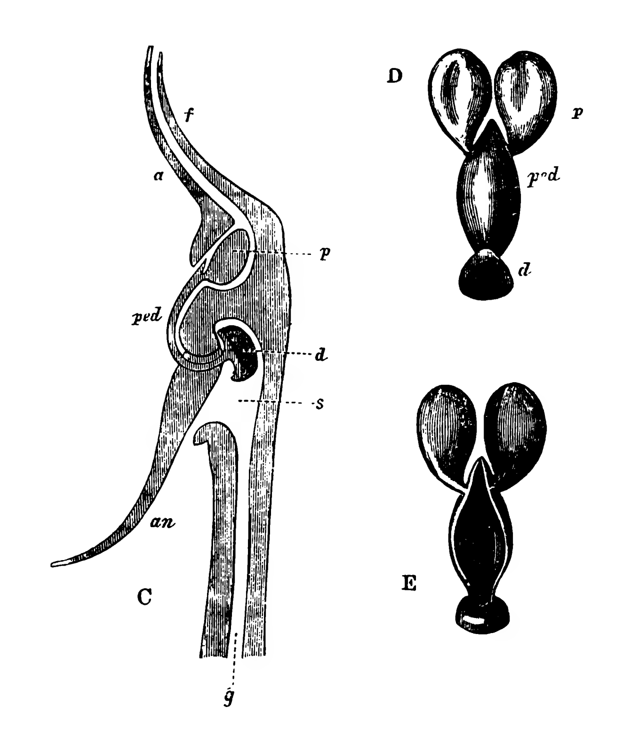


Рис. 29. *Catasetum saccatum*.

a — пыльник, *an* — щупальца клювика, *d* — диск, *f* — нить пыльника, *g* — завязь, или яичник, *l* — губа, *p* — пыльцевые массы, *pd* или *ped* — ножка поллиния, *s* — рыльцевая полость.

A — колонка спереди.

B — цветок сбоку: все чашелистики и лепестки, за исключением губы, удалены.

C — схематический разрез через колонку; все части несколько отделены друг от друга.

D — поллиний, верхняя поверхность.

E — поллиний, нижняя поверхность; до его удаления она находится в тесном соприкосновении с клювиком.

Во всех рассмотренных мною цветках, взятых с трех растений, два одинаковых по строению щупальца занимали одно и то же относительное положение. Концевая часть левого щупальца загибается кверху (смотри B, рис. 28, где положение показано яснее, чем в A) и в то же время несколько внутрь, так что кончик его расположен посредине и защищает вход в полость губы. Правое щупальце свешивается вниз, причем кончик его слегка повернут наружу; как мы немедленно увидим, он почти парализован, так что не функционирует.

Переходим к действию частей. Если прикоснуться к левому щупальцу этого вида (или к любому щупальцу трех следующих видов), края верхней перепонки диска, непрерывно соединенные с окружающей поверхностью, мгновенно разрываются, и диск становится свободным. Крайне упругая ножка тогда мгновенно выталкивает тяжелый диск из рыльцевой полости с такою силой, что выбрасывается весь поллиний, унося с собою оба комочка пыльцы и отрывая слабо прикрепленный гвоздеобразный пыльник от вершины колонки. Поллиний всегда выбрасывается липким диском вперед. Я подражал этому акту при помощи крошечной полоски китового уса, на одном конце которой я помещал легкий груз, изображавший диск, затем я сгибал ее наполовину вокруг цилиндрического предмета, в то же время слегка придерживая верхний конец гладкой булавочной головкой, в подражание замедляющему действию пыльника; затем я внезапно отпускал нижний конец, и китовый ус летел, подобно поллинию Catasetum, тяжелым концом вперед.

В том, что прежде всего выталкивается из рыльцевой полости диск, я убедился, нажимая на середину ножки; когда я прикасался к щупальцу, диск мгновенно выскакивал, но вследствие надавливания на ножку поллиний не извлекался из гнезда пыльника. Помимо толчка, производимого выпрямлением ножки, здесь играет роль и упругость в поперечном направлении: если перо расколоть по длине и сильно прижать одну половину его вдоль достаточно толстого карандаша, немедленно по прекращении давления перо соскакивает; аналогичное явление происходит и в ножке поллиния благодаря внезапному закручиванию внутрь краев при освобождении ее. Сочетания этих сил достаточно, чтобы со значительной силой выбросить поллиний на расстоянии двух-трех футов. Несколько лиц говорили мне, что, когда они прикасались к цветкам растений этого рода в своих теплицах, поллинии попадали им в лицо. Я прикоснулся к щупальцам *C. callosum*, держа цветок приблизительно на расстоянии ярда от окна: поллиний ударился в оконное стекло и пристал липким диском к гладкой вертикальной поверхности.

В число описанных ниже наблюдений над природой раздражения, которое заставляет диск отделиться от окружающих частей, входят некоторые [наблюдения], произведенные над последующими видами. Мне прислали несколько цветков по почте и по железной дороге; они, наверно, подвергались сильной тряске, однако поллинии не вылетели. Я уронял два цветка на стол с высоты двух-трех дюймов, но поллинии не выбрасывались. Я разом отрезал ножницами толстую губу и завязь под самым цветком, но эта грубая операция не подействовала. Также не оказали действия и глубокие уколы в различные части колонки, даже внутрь рыльцевой полости. Удар, настолько сильный, чтобы оторвать пыльник, производит выбрасывание поллиния, что и случилось однажды у меня нечаянно. Два раза я нажимал довольно сильно

на ножку, а следовательно,—и на лежащий под ней клювик без всякого последствия. Нажимая на ножку, я осторожно удалил пыльник; тогда несущий пыльцу конец поллиния вспрыгнул благодаря своей упругости, и это движение вызвало отделение диска. Впрочем, Меньер * утверждает, что гнездо пыльника иногда отрывается само собою или может быть осторожно оторвано без отделения диска, и что тогда верхний конец ножки, несущий пыльцевые массы, свешивается вниз, перед рыльцевой полостью.

Сделав опыты над пятнадцатью цветками трех видов, я нашел, что умеренное применение силы к какой бы то ни было части цветка, кроме щупальцев, не оказывает действия. Но если прикоснуться к левому щупальцу *C. saccatum* или к любому щупальцу трех следующих видов, поллиний выбрасывается мгновенно. Щупальце чувствительно как на самом кончике, так и по всей длине. К одному экземпляру *C. tridentatum* достаточно было прикоснуться щетинкой; для пяти экземпляров *C. saccatum* понадобилось слабое прикосновение тонкой иглой; но для четырех других экземпляров потребовался легкий удар. Для *C. tridentatum* струя воздуха и холодной воды из трубочки оказалась недостаточной; прикосновение человеческим волосом тоже ни разу не подействовало; таким образом, щупальцы менее чувствительны, чем клювик у Listera. В сущности, такая крайняя чувствительность была бы бесполезна для растения, ибо теперь известно, что на цветки его прилетают сильные насекомые.

Несомненно, что диск отделяется не вследствие простого механического движения щупалец, ибо они на значительном протяжении плотно прилегают к бокам рыльцевой полости и, таким образом, укреплены неподвижно близ своих оснований. Если вдоль их передается колебание, то оно должно быть какого-нибудь особого свойства, так как обыкновенные сотрясения, во много раз сильнейшие, не производят разрыва. В некоторых случаях только что полученные цветки были нечувствительны, но после того, как срезанные соцветия простояли день-два в воде, они становились чувствительными. Не знаю, происходило ли это вследствие более полной зрелости или от поглощения воды. Два цветка *C. callosum*, совершенно онемелые, были погружены на час в тепловатую воду, и тогда щупальцы стали чрезвычайно чувствительны; это указывает или на то, что клеточная ткань щупалец должна находиться в состоянии тургора, чтобы воспринять и передать действие прикосновения, или, что вероятнее, на то, что тепло увеличивает чувствительность щупалец. Два других цветка, поставленные в горячую воду, но не такую, которая обжигала бы мне пальцы, сами собою выбросили поллинии. Одно растение *C. tridentatum* пробыло несколько дней в довольно холодном доме, вследствие чего щупальцы находились в онемелом состоянии; один цветок был срезан и поставлен в воду при температуре 100° Ф. (37,7° Ц.), что не оказало никакого непосредственного действия; но при осмотре через 1 ч. 30 мин. поллиний нашли выброшенным. Другой цветок был поставлен в воду при 90° Ф. (32,2° Ц.), и через 25 мин. поллиний оказался выброшенным; из двух других цветков, оставленных в воде на 20 мин. при 87° Ф. (30,5° Ц.), поллинии не вылетели, хотя цветки позже оказались чувствительными к легкому прикосновению. Наконец, четыре цветка были поставлены

* Ménière, «Bull. de la Soc. Bot. de France», т. I, 1854, стр. 367.

в воду при 83° Ф. (28,3° Ц.); два из них не выбросили поллиниев в течение 45 мин., а затем оказались чувствительными, между тем как два других, при осмотре через 1 ч. 15 мин., сами по себе выбросили поллинии. Эти случаи показывают, что погружение в воду, нагретую до температуры лишь немногим выше той, которой подвергалось растение, вызывает разрыв в перепонке, к которой прикреплены диски. Из тонкой трубки падала струйка почти кипящей воды на щупальцы некоторых цветков вышеприведенного растения: они размягчались и отмирали, но поллинии не выбрасывались. Серная кислота, капавшая на кончики щупалец, не вызывала никакого действия, хотя верхние их части, не поврежденные кислотою, впоследствии оказывались чувствительными к прикосновению. Я предполагаю, что в двух последних случаях потрясение было так внезапно и сильно, что мгновенно убивало ткань. Рассматривая в совокупности вышеприведенные факты, мы можем заключить, что вдоль щупалец, должно быть, передается какое-нибудь молекулярное изменение, вызывающее разрыв в перепонке вокруг дисков. У *C. tridentatum* щупальцы были длиною в дюйм и одну десятую, и легкое прикосновение щетинкой к самому кончику передавалось, насколько я мог заметить, мгновенно по всей длине. Я измерил несколько клеток в ткани, из которой состоят щупальцы у этого вида, и по грубому расчету обнаружилось, что раздражение должно передаваться, по крайней мере, через семьдесят-восемьдесят клеток.

Мы можем по меньшей мере с уверенностью заключить, что щупальцы, характерные для рода Catasetum, специальным образом приспособлены к восприятию и передаче действия прикосновений диску поллиния. Эта передача вызывает разрыв перепонки, и поллиний тогда выбрасывается вследствие упругости своей ножки. Если бы мы потребовали дальнейших доказательств, природа дает их в так называемом роде Monachanthus, который, как мы сейчас увидим, есть женская форма *Catasetum tridentatum*: он не имеет поллиниев, которые могли бы выбрасываться, и щупальцы здесь совершенно отсутствуют.

Я указывал, что у *C. saccatum* правое щупальце неизменно свешивается вниз, причем кончик слегка повернут кнаружи, и что оно почти парализовано. Я основываю свое предположение на пяти опытах, в которых я сильно ударял, гнул и колол это щупальце без всяких последствий, но, когда непосредственно затем прикасался с гораздо меньшей силой к левому щупальцу, поллиний вылетал стрелою. В шестом случае сильный удар по правому щупальцу вызвал акт выбрасывания,— следовательно щупальце не является полностью парализованным. Так как это щупальце не охраняет губы венчика, которая у всех орхидных есть наиболее привлекательная для насекомых часть, то чувствительность его была бы бесполезна.

Ввиду больших размеров цветка, особенно — липкого диска, и ввиду его удивительной способности к прилипанию я первоначально вывел заключение, что эти цветки посещаются крупными насекомыми; теперь же известно, что оно так и есть. Липкое вещество, когда затвердевает, пристает так плотно, а ножка так крепка (хотя очень тонка и имеет всего одну двадцатую дюйма в ширину у сочленения), что, к моему удивлению, поллиний, прикрепленный к предмету, несколько секунд выдерживал груз в 1262 грана, или почти три унции; груз, несколько меньшего веса, он выдерживал в течение значительного времени. Когда

поллиний вылетает, большой гвоздеобразный пыльник обыкновенно уносится с ним вместе. Если диск ударится в плоскую поверхность, как, например, в стол, то тяжесть пыльника по инерции часто увлекает несущий пыльцу конец дальше диска, и поллиний, таким образом, прилипает в положении, не подходящем для опыления другого цветка (предполагая, что он прикрепился к телу насекомого). Полет поллиния часто бывает довольно криволинеен.* Но не нужно забывать, что в природе выбрасывание вызывается прикосновением к щупальцам большого насекомого, сидящего на губе; голова и грудь его, таким образом, помещаются вблизи пыльника. Если так держать какой-нибудь округлый предмет, то он всегда получает удар в самую середину; если удалить насекомое вместе с прилипшим поллинием, то вес пыльника оттягивает сочленение поллиния вниз; в таком положении гнездо пыльника легко сваливается, комочки пыльцы оказываются свободными и в надлежащем положении для опыления женского цветка. Польза такого сильного выбрасывания, несомненно, в том, что благодаря ему мягкая и липкая подушечка диска ударяется о волосистую грудь больших перепончатокрылых насекомых, посещающих эти цветки. Раз она прилипнет к насекомому, разумеется, никакое усилие, которое оно может употребить, не удалит диска и ножки; но каудикулы разрываются без большого труда, и, таким образом, комочки пыльцы легко могут быть оставлены на липком рыльце женского цветка.

Catasetum callosum.— Цветки у этого вида ** мельче, чем у предыдущего, но походят на них во многих отношениях. Край губы покрыт сосочками; впадина посредине ее мала, а за впадиной находится продолговатое, подобное наковальне, возвышение. Я упоминаю об этих фактах вследствие сходства в некоторых из этих пунктов между губою (labellum) у названного вида и у *Myanthus barbatus*, гермафродитной формы *Catasetum tridentatum*, которая сейчас будет описана. Если прикоснуться к тому или другому щупальцу, поллиний выбрасывается с большой силой. Окрашенная в желтый цвет ножка очень изогнута и соединена сочленением с чрезвычайно липким диском. Оба щупальца симметрично расположены по обеим сторонам сходного с наковальней возвышения, а кончики их лежат внутри маленькой впадины губы. Стенки этой впадины приятны на вкус и питательны. Щупальцы

* Г. Байон (B a i l l o n, «Bull. de la Soc. Bot. de France», т. I, 1854, стр. 285) утверждает, что *Catasetum luridum* выбрасывает поллиний всегда прямолинейно и в таком направлении, что он крепко прилипает ко дну впадины на губе; ему представляется, что в таком положении он опыляет цветок способом, не вполне выясненным. В дальнейшей работе в том же томе (стр. 367) г. Меньер правильно оспаривает заключение г. Байона. Он замечает, что гнездо пыльника легко отделить и что иногда оно отделяется само собою; поллинии тогда свешиваются вниз вследствие упругости ножки, а липкий диск попрежнему остается прикрепленным к крыше рыльцевой полости. Г. Меньер высказывает догадку, что, благодаря последующим постепенным сокращениям ножки, пыльцевые массы могут быть введены в рыльцевую полость. У рассмотренных мною трех видов это невозможно и было бы бесполезно. Но и сам г. Меньер дальше показывает, как важны насекомые для опыления орхидей, и, повидимому, выводит заключение, что Catasetum не обходится без их посредничества, и что это растение не самоопыляется. И г. Байон и г. Меньер правильно описывают изогнутое положение, в котором лежит упругая ножка до освобождения. Повидимому, ни одному из этих ботаников не известно, что виды Catasetum (по крайней мере пять рассмотренных мною) суть исключительно мужские растения.

** М-р Рекер любезно прислал мне отличное соцветие этого вида, а д-р Линдли определил его для меня.

замечательны тем, что вся их поверхность шероховата от покрывающих ее сосочков. Это растение мужское, женская же форма в настоящее время не известна.

Catasetum tabulare.— Этот вид относится к тому же типу, что и *C. saccatum*, но значительно отличается от него по внешности. Центральная часть губы состоит из узкого, удлиненного, столообразного возвышения, почти белого и образованного плотным комком сочной, сладковатой на вкус ткани. Близ основания губы находится большая впадина, с виду похожая на нектарник обыкновенного цветка, но, повидимому, никогда не содержащая нектара. Заостренный конец левого щупальца лежит внутри этой впадины и неизбежно будет задет насекомым, которое станет грызть двулопастный основной конец среднего возвышения губы. Правое щупальце завернуто внутрь, концевая часть его согнута под прямым углом и прижата к колонке; поэтому я не сомневаюсь, что оно парализовано, как и у *C. saccatum*; но рассмотренные мною цветки почти утратили всякую чувствительность.

Catasetum planiceps (?).— Этот вид мало отличается от следующего, так что я опишу его кратко. Зеленая крапчатая губа расположена с верхней стороны цветка; она имеет форму кувшина с небольшим отверстием. Два удлиненных и шероховатых щупальца лежат свернутыми на некотором расстоянии друг от друга и параллельно друг другу внутри губы. Оба они чувствительны к прикосновению.

Catasetum tridentatum.— Общий вид этого растения, весьма отличный от *C. saccatum*, *callosum* и *tabulare*, представлен на рис. 30, причем с обеих сторон отрезано по чашелистику.

Цветок сидит губою кверху, т. е. в положении обратном по сравнению с большинством орхидей. Губа шлемообразная; дистальная часть ее сокращена до трех маленьких зубчиков. По положению своему, она не может содержать нектара; но стенки толсты, и, как у других видов, приятны на вкус и питательны. Рыльцевая полость, хотя и не действует в качестве рыльца,— большого размера. Верхушка колонки и гвоздеобразный пыльник не так удлинены, как у *C. saccatum*. В остальном важных различий нет. Щупальцы длинные; кончики их, примерно на $^1/_{20}$ длины, шероховаты вследствие того, что клетки продолжены в сосочки.

Ножка поллиния попрежнему соединена с диском посредством сочленения; она может двигаться свободно только в одном направлении вследствие того, что один край диска загнут кверху; эта ограниченная способность к движению, повидимому, применяется, когда насекомое переносит поллиний на женский цветок. Как и у других видов, диск большого размера, и тот конец, который при выбрасывании первым ударяется в какой бы то ни было предмет, значительно более липок, чем остальная поверхность. Последняя пропитана молочною жидкостью, которая при доступе воздуха быстро буреет и затвердевает, превращаясь в сырообразное вещество. Верхняя поверхность диска состоит из крепкой перепонки, образованной многоугольными клетками, лежащими на толстой подушке и прикрепленными к ней; подушка образована неправильными округлыми комками бурого вещества, отделенными друг от друга и погруженными в прозрачное, бесструктурное, в высшей степени эластичное вещество. Ближе к заднему краю диска эта подушка постепенно переходит в липкое вещество, которое по затвердении становится бурым, прозрачным и однородным. Вообще диск у Catasetum представляет гораздо более сложное строение, чем у других Vandeae.

Мне незачем продолжать описание настоящего вида, за исключением положения щупалец. Они занимали совершенно одинаковое положение во всех многочисленных цветках, которые были рассмотрены. Оба лежат свернувшись в шлемообразной губе; левое расположено выше, а его загнутый внутрь конец занимает средину; правое щупальце лежит ниже и пересекает все основание губы; кончик его едва выдается за левый край основания колонки. Оба щупальца чувствительны, но,

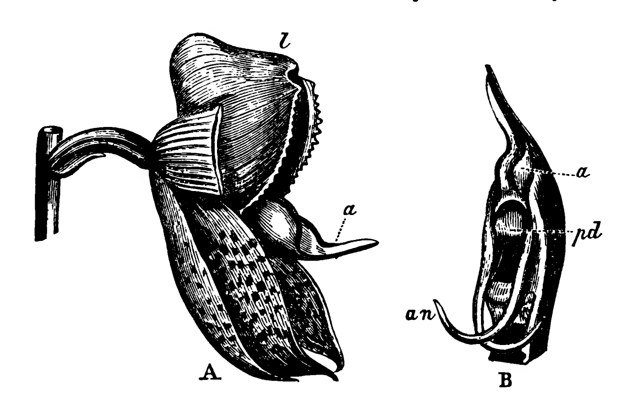


Рис. 30. *Catasetum tridentatum.*

a — пыльник, *pd* — ножка поллиния, *an* — щупальцы, *l* — губа; А — вид цветка сбоку в его естественном положении; два чашелистика отрезаны. В — колонка спереди в положении, обратном по сравнению с А.

повидимому, то, которое свернуто в середину губы, обладает чувствительностью большею. Лепестки и чашелистики расположены так, что насекомое, посещая цветок, почти наверно сядет на гребень губы, и едва ли оно может грызть какую бы то ни было часть большой впадины не задев одного или обоих щупалец, ибо левое охраняет верхнюю ее часть, а правое — нижнюю. Если задеть любое из них, поллиний выбрасывается, и диск ударится о голову или грудь насекомого.

Положение щупалец у этого Catasetum можно сравнить с позой человека, который поднимет левую руку и согнет ее так, чтобы кисть пришлась против груди, а правой заслонит туловище пониже, так, чтобы пальцы едва выдавались за левый бок. У *Catasetum callosum* обе руки расположены ниже и вытянуты симметрично. У *C. saccatum* левая рука согнута и помещена впереди, как у *C. tridentatum*, но несколько ниже, между тем как правая, парализованная, свешивается вниз, а кисть слегка вывернута наружу. Во всех этих случаях удивительным образом дается знать, когда насекомое посетит губу и наступило время выбросить поллиний для того, чтобы перенести его на женское растение.

Catasetum tridentatum интересен с другой точки зрения. Ботаники были удивлены заявлением сэра Р. Шомбурга,* что он видел три формы,

* Schomburgk, «Transactions of the Linnean Soc.», т. XVII, стр. 522. В «Botanical Register», лист 195, появилось другое сообщение, принадлежащее д-ру Линдли, о различных видах Myanthus и Monachanthus, появившихся на одной и той же цветочной стрелке; он упоминает также и другие случаи. Некоторые цветки в этих случаях находились в промежуточном состоянии, что неуди-

относимые к трем различным родам, именно: *Catasetum tridentatum*, *Monachanthus viridis* и *Myanthus barbatus*, растущими на одном и том же растении.] Линдли заметил,* что «подобные случаи потрясают до основания наши понятия об устойчивости родов и видов». Сэр Р. Шомбург утверждает, что видел сотни растений *C. tridentatum* на Эссеквибо, причем ему ни разу не попалось ни одного с семенами,** между тем как он был удивлен гигантскими семенными коробочками Monachanthus; он правильно замечает, что «здесь мы имеем следы полового различия в цветках у орхидей». Д-р Крюгер также сообщает мне, что в Тринидаде он никогда не видал коробочек, произведенных цветками этого Catasetum естественным образом,*** а равно и тогда, когда он их опылял их собственной пыльцой, что делал не раз. С другой стороны, когда он опылял цветки *Monachanthus viridis* пыльцою Catasetum, эта операция всегда оказывалась успешной. Также и в природном состоянии Monachanthus часто производит плоды.

Мои собственные наблюдения побудили меня тщательно осмотреть женские органы у *C. tridentatum*, *callosum* и *saccatum*. Ни в одном случае рыльцевая поверхность не была липкой, какою бывает у всех прочих орхидей (за исключением Cypripedium, как мы впоследствии увидим) и какою необходимо должна быть для того, чтобы удержать пыльцевые массы посредством разрыва каудикул. Я тщательно осматривал в этом отношении как молодые, так и старые цветки *C. tridentatum*. Если соскоблить у выше названных трех видов, продержав их сначала в спирту, поверхность рыльцевой полости и рыльцевого канала, то они оказываются составленными из округлых клеточек (utriculi), содержащих ядра соответственной формы; но они далеко не столь многочисленны, как у обыкновенных орхидей. Они теснее связаны между собою и более прозрачны; я рассматривал для сравнения клеточки многих орхидей после пребывания в спирту, и у всех нашел их гораздо менее прозрачными. У *C. tridentatum* завязь короче, не так глубоко изборождена, более узкая в основании и плотнее внутри, чем у Monachanthus.

вительно, так как в двудомных растениях мы иногда встречаем частичное воспроизведение признаков обоих полов. М-р Роджерс из Риверхилла сообщает мне, что он привез с Демерары Myanthus, который при вторичном цветении превратился в Catasetum. Д-р Карпентер («Comparative Physiologie», 4-е изд., стр. 633) упоминает подобный же случай, происшедший в Бристоле. Наконец, декан Герберт сообщил мне много лет тому назад, что *Catasetum luridum* цвел и не изменялся в течение девяти лет в ботаническом саду в Иорке; но затем он выгнал цветочную стрелку Myanthus'а, который, как мы сейчас увидим, есть гермафродит, средняя форма между мужской и женской. Г. Дюшартр дал полное историческое описание появления этих форм на одном и том же растении (Duchartre, «Bull. de la Soc. Bot. de France», т. IX, 1862, стр. 113).

* L i n d l e y, «Vegetable Kingdom», 1853, стр. 178.

** Броньяр утверждает (B r o g n i a r t, «Bull. de la Soc. Bot. de France», т. II, 1855, стр. 20), что Нейману, искусному в опылении орхидей, никогда не удавалось оплодотворить Catasetum.

*** Д-р Хенс пишет мне, что в его коллекции есть растение *Catasetum tridentatum* из Вест-Индии с отличной коробочкой, но, повидимому, не было доказано, что именно этот самый цветок был Catasetum, и нет ничего невероятного в том, чтобы растение Catasetum произвело отдельный цветок Monachanthus, равно как и целую цветочную стрелку, что, как мы знаем, часто случалось. И. Г. Беер говорит (цитировано Ирмишем: I r m i s c h, «Beiträge zu Biologie der Orchideen», 1853, стр. 22), что в течение трех лет он напрасно пытался оплодотворить Catasetum, но однажды, когда он поместил только липкий диск поллиния в рыльце, получился спелый плод. Но содержались ли в семенах зародыши?[41]

У всех трех видов Catasetum семеносцы короткие, семяпочки же весьма значительно отличаются, будучи тоньше, прозрачнее и менее рыхлыми, чем у многочисленных других орхидей, рассмотренных для сравнения. Хотя по общему виду и положению эти тела вполне соответствуют настоящим семяпочкам, но, пожалуй, их едва ли следует называть семяпочками, так как мне ни разу не удалось найти ни отверстия в покрове, ни заключенного [в семяпочке] ядра; никогда также семяпочки не имели инвертированного положения.

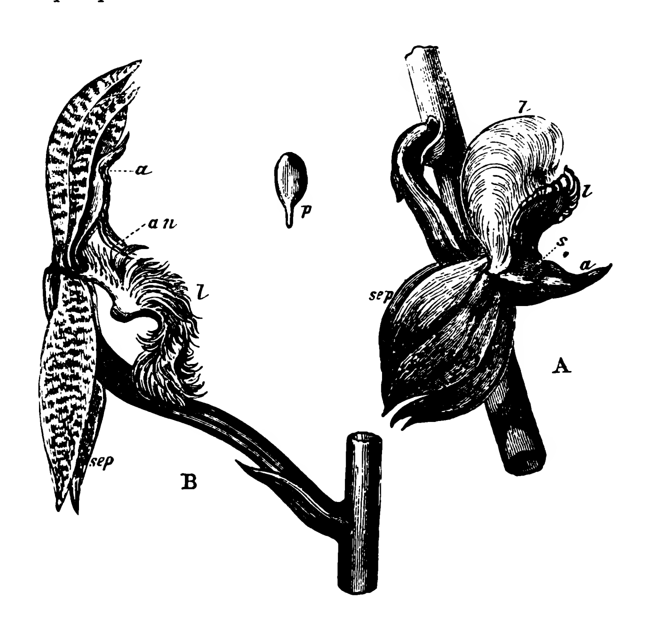


Рис. 31

B. — *Myanthus barbatus*. Цветок в естественном положении; вид сбоку.

A — *Monachanthus viridis*. Цветок в естественном положении; вид сбоку.

a — пыльник, *an* — щупальцы, *l* — губа, *p* — пыльцевые массы в рудиментарном состоянии, *s* — рыльцевая щель, *sep* — два нижних лепестка.

(Оба рисунка растушеваны по рисунку Рейса, помещенному в „Linnean Transactions".)

Сопоставляя эти факты: короткую, гладкую и узкую завязь, короткие семяносцы, состояние самих семяпочек, отсутствие липкости на рыльцевой поверхности, прозрачность сосочков, то, что ни сэр Р. Шомбург, ни д-р Крюгер никогда не видали, чтобы *C. tridentatum* производил семена у себя на родине или при искусственном опылении,— сопоставляя все это, мы можем с уверенностью рассматривать этот вид, а равным образом и другие виды Catasetum, как мужские растения.

Что касается *Monachanthus viridis* и *Myanthus barbatus*, президент Линнеевского общества любезно позволил мне осмотреть соцветие, несшее эти два так называемые рода, сохраненное в спирту и присланное на родину сэром Р. Шомбургом. Цветок Monachanthus (А, рис. 31) по виду довольно близко напоминает *Catasetum tridentatum* (рис. 30). Губа венчика, занимающая такое же положение по отношению к другим

частям, далеко не так глубока, особенно по бокам; край у нее зубчатый. Все остальные лепестки и чашелистики отогнуты назад и не так усеяны крапинами, как у Catasetum. Прицветник у основания завязи гораздо крупнее. Вся колонка, особенно тычиночная нить и гвоздеобразный пыльник, гораздо короче; клювик выдается гораздо меньше. Щупальцы совсем отсутствуют, пыльцевые массы в зачаточном состоянии. Эти факты интересны потому, что подтверждают взгляд на функцию щупалец: так как выбрасывать поллиниев не нужно, то орган, приспособленный для передачи клювику раздражения от прикосновения насекомого, был бы бесполезен. Я не мог найти никаких следов липкого диска или ножки; несомненно они утратились, ибо д-р Крюгер говорит,* что «пыльник женского цветка немедленно отпадет, как только цветок откроется, т. е. прежде, чем цветок достигнет совершенства в отношении окраски, величины и запаха. Диск не прикреплен, или прикреплен очень слабо к пыльцевым массам, и отпадает приблизительно одновременно с пыльником», оставляя после себя зачаточные пыльцевые массы.

Вместо большой рыльцевой полости есть узкая поперечная щель как раз под маленьким пыльником. Мне удалось вдвинуть одну из пыльцевых масс мужского Catasetum в эту щель, которая от пребывания в спирту была выстлана свернувшимися шариками липкого вещества и клеточками (utriculi). Клеточки, в противоположность Catasetum, были наполнены (после пребывания в спирту) бурым веществом. Завязь длиннее, толще к основанию и резче изборождена, чем у Catasetum; семеносцы также гораздо длиннее, а семяпочки менее прозрачны и рыхлее, чем у всех обыкновенных орхидей. Мне кажется, я видел отверстие в отчасти согнутом конце покрова и большое выдающееся ядро; но так как эти экземпляры много лет пробыли в спирту и несколько изменились, я не решаюсь говорить положительно. Из одних этих фактов становится почти несомненным, что Monachanthus женское растение; как уже указано, и сэр Р. Шомбург и д-р Крюгер видели его с обильными семенами. Вообще цветок самым замечательным образом отличается от мужского *Catasetum tridentatum*, и неудивительно, что эти два растения были первоначально отнесены к различным родам.[42]

Пыльцевые массы представляют собой такой любопытный и хороший пример образования, находящегося в зачаточном состоянии, что заслуживают описания; но сначала я должен вернуться к вполне развитым пыльцевым массам мужского Catasetum. Их можно видеть в D и E рис. 29 прикрепленными к ножке: они состоят из большой пластинки склеенных или воскообразных пыльцевых зерен, сложенных так, что образуется мешочек с открытым разрезом вдоль нижней поверхности; внутри этого разреза в нижнем, удлиненном, конце прикреплен слой чрезвычайно эластичной ткани, образующей каудикулу; другой конец прикреплен к ножке клювика. Внешние зерна пыльцы угловатее, имеют более толстые стенки и желтее, чем зерна внутренние. В молодой цветочной почке обе пыльцевые массы завернуты в два соединенных перепончатых мешочка, из которых скоро пробиваются оба вытянутые конца пыльцевых масс вместе с каудикулами; впоследствии концы каудикул прикрепляются к ножке. Прежде чем распустится цветок, перепончатые мешочки, содержащие две пыльцевые массы, открываются, и пыльцевые массы остаются обнаженными на спинке клювика.

* Crüger, «Journ. Linn. Soc. Bot.», т. VIII, 1864, стр. 127.

У Monachanthus, напротив, два перепончатых мешочка, содержащих зачаточные пыльцевые массы, никогда не открываются; но они легко отделяются друг от друга и от пыльника. Образующая их ткань толста и рыхла. Подобно большинству зачаточных частей, пыльцевые массы бывают весьма различных размеров и формы; они бывают только в одну десятую объема мужских; они имеют форму фляжки (*p*, рис. 31), нижний конец которой сильно вытянут, так что почти проходит сквозь внешний или перепончатый мешочек. Вдоль их нижней поверхности нет щели для выхода каудикул. Внешние пыльцевые зерна квадратны и имеют более толстые стенки, чем внутренние, совершенно как и у настоящей мужской пыльцы,[43] и, что весьма любопытно, в каждой клетке есть ядро. Р. Броун указывает,* что в ранних стадиях образования пыльцевых зерен у обыкновенных орхидей (как и у других растений) часто можно видеть крошечное ядро; таким образом, рудиментарные пыльцевые зерна Monachanthus, повидимому, удержали зародышевый характер, что так распространено в рудиментарных органах животного царства. Наконец, в основании, внутри каждой фляжкообразной пыльцевой массы находится небольшое количество бурой эластичной ткани, т. е. следы каудикулы; эта ткань тянется далеко к заостренному концу фляжки, но (по крайней мере в некоторых экземплярах) не выступает на поверхность и ни в каком случае не могла бы прикрепиться ни к какой части ножки. Следовательно, эти рудиментарные и замкнутые каудикулы вполне бесполезны. Несмотря на маленький размер и почти совершенно неразвитое состояние пыльцевых масс женских цветков, они, будучи вложены д-ром Крюгером в рыльце женского растения, выпустили «кое-где по рудиментарной пыльцевой трубке». Затем лепестки завяли, а завязь увеличилась, но через неделю пожелтела и, наконец, отпала, не доведя семян до зрелости. Мне кажется, что это весьма любопытный пример медленного и постепенного изменения в строении: ибо пыльцевые массы женских цветов, которые никогда не могут быть естественным образом удалены [из цветка] или попасть на рыльце, все-таки отчасти удерживают свою первоначальную способность и функцию.

Таким образом, все подробности строения, характерные для пыльцевых масс мужских растений, представлены в женском растении в бесполезном состоянии. Такие случаи знакомы каждому естествоиспытателю, но наблюдение их всегда вызывает новый интерес. В не очень далеком будущем естествоиспытатели услышат с удивлением, а может быть, с усмешкой, что серьезные и ученые люди прежде полагали, будто такие бесполезные органы не являются остатками, сохраненными наследственностью, но были нарочно сотворены и расположены по надлежащим местам, подобно блюдам на столе (это сравнение принадлежит выдающемуся ботанику), всемогущей рукой «для завершения плана природы».[44]

Третья форма цветка — *Myanthus barbatus* (рис. 31, B) иногда вырастает на одном растении вместе с двумя предыдущими. Цветки сильно отличаются от двух прочих форм по внешности, но не в существенных чертах строения. Они обыкновенно сидят в положении обратном сравнительно с *Catasetum tridentatum* и *Monachanthus viridis*, т. е. губою вниз. Губа оригинальным образом обросла бахромой из длинных сосочков;

* R. Brown, «Transactions of the Linnean Soc.», т. XVI, стр. 711.

на ней есть совсем незначительная средняя впадина, у заднего края которой торчит любопытный, изогнутый и плоский рог, заменяющий собою похожее на наковальню возвышение на губе мужского *C. callosum*.

Остальные лепестки и чашелистики крапчаты и удлинены, причем только два нижних чашелистика отогнуты назад. Щупальцы не так длинны, как у мужского *C. tridentatum*; они выдаются симметрично по обеим сторонам роговидного выступа у основания губы, причем их кончики, не усаженные сосочками, почти входят в срединную впадину. Рыльцевая полость по своим размерам почти занимает средину между полостями мужской и женской формы; она выстлана клеточками, переполненными бурым веществом. Прямая и явственно изборожденная завязь почти вдвое длиннее, чем у женского Monachanthus, но не так толста в месте соединения с цветком; семяпочки непрозрачны и рыхлы после пребывания в спирту и походят на семяпочки женского цветка во всех отношениях, но не так многочисленны. Кажется, я видел торчавшее из покрова ядро,[45] но, как и относительно Monachanthus, не решаюсь говорить положительно. Размеры поллиниев вчетверо меньше, чем у мужского Catasetum, но они имеют вполне развитой диск и ножку. В рассмотренных мною экземплярах пыльцевые массы были утрачены; но м-р Рейсс дал в «Linnean Transactions» их рисунок, показывающий, что они имеют надлежащие пропорциональные размеры и надлежащие складки или щели, внутри которых прикреплены каудикулы. Таким образом, и мужские, и женские органы, повидимому, вполне развиты; *Myanthus barbatus* поэтому можно рассматривать как гермафродитную форму того же вида, мужской формой которого служит Catasetum, а Monachanthus — женской. Тем не менее, д-р Крюгер никогда не видал, чтобы промежуточные формы, обыкновенные в Тринидаде и более или менее похожие на описанный выше Myanthus, производили семенные коробочки.

Весьма замечательно, что эта бесплодная гермафродитная форма всем своим видом и строением походит на мужские формы двух других видов, именно на *C. saccatum*, а особенно на *C. callosum*, гораздо больше, чем на мужскую или женскую форму своего же вида. Так как все орхидеи, за исключением немногих в настоящем маленьком подсемействе, а равно все члены нескольких смежных групп растений—гермафродиты, то не может быть сомнения в том, что общий родоначальник орхидей был гермафродитом. Следовательно, мы можем приписать гермафродитное состояние и общий вид Myanthus возвращению к первоначальному состоянию; если это так, то предки всех видов Catasetum должны были походить на мужские формы *C. saccatum* и *callosum*, ибо, как мы сейчас видели, именно с этими двумя растениями Myanthus представляет так много поразительного сходства.*

* Самец индийской антилопы (*A. bezoartica*) после кастрации производит рога совершенно иной формы, чем нормальный самец; но они больше и толще тех, которые иногда производит самка. Мы видим нечто подобное в рогах обыкновенного вола. Я заметил в своем «Происхождении человека», что такие случаи, вероятно, можно приписать возвращению к первоначальному состоянию вида; ибо мы имеем полное основание думать, что всякая причина, нарушающая конституцию, ведет к реверсии. Myanthus, хотя и обладает органами обоих полов, повидимому вполне развитыми, бесплоден; следовательно, его половая конституция нарушена, что, должно быть, и вызвало возвращение к признакам прежнего состояния.

Наконец, может быть, мне позволят прибавить, что д-р Крюгер, после тщательного наблюдения над этими тремя формами в Тринидаде, вполне допускает справедливость моего заключения, что *Catasetum tridentatum* есть мужская, а *Monachanthus viridis* — женская форма одного и того же вида. Далее он подтверждает мое предсказание, что насекомые стремятся к цветкам для того, чтобы грызть губу венчика, и что они переносят пыльцевые массы с мужского растения на женское. Он говорит: «мужской цветок испускает своеобразный запах через сутки после распускания, а щупальцы в то же самое время приобретают наибольшую раздражимость. Большой шмель, шумливый и задорный, стремится к цветкам на запах, и каждое утро в течение немногих часов можно видеть большое число их, пока они оспаривают друг у друга место внутри губы, чтобы обгрызать клеточную ткань со стороны, противоположной колонке; таким образом, они поворачиваются к последней спинкой. Едва они прикоснутся к верхнему щупальцу мужского цветка, пыльцевая масса, вместе со своим диском и железой, прикрепляется у них на спине, и часто случается видеть их летающими в этом странного вида уборе. Я никогда не видал его прикрепленным иначе, как на самой середине груди (thorax). Пока шмель ползает, пыльцевая масса плашмя лежит на спине и крыльях; но когда насекомое влезает в женский цветок, который всегда повернут губою кверху, поллиний, прикрепленный к железе эластичной тканью, падает от собственного веса и ложится на переднюю сторону колонки. Когда насекомое выбирается назад из цветка, поллинии захватываются верхним краем рыльцевой полости, чуть выступающим над передней стороной колонки; если же липкая железа отделится от спинки насекомого или разорвутся ткани, соединяющие либо поллиний с каудикулой, либо последнюю с железой, — то происходит опыление». Д-р Крюгер прислал мне образцы шмелей, пойманных им в то время, когда они грызли губу; среди них были *Euglossa nova species*, *cajennensis* и *piliventris*.

Catasetum mentosum и один Monachanthus, по словам Фрица Мюллера,* растут в одной и той же местности южной Бразилии; ему легко удалось опылить последний пыльцою первого. Пыльцевые массы можно было ввести лишь отчасти в узкую рыльцевую щель; но когда это было сделано, начинался процесс заглатывания, уже описанный для Cirrhaea, и шел медленно, но до конца. С другой стороны, Фрицу Мюллеру совершенно не удались попытки опылить цветки этого Catasetum собственной его пыльцой или взятой с другого растения. Поллинии женского Monachanthus очень малы; размеры и форма пыльцевых зерен изменчивы, пыльник никогда не открывается, а пыльцевые массы не прикреплены к ножке. Тем не менее, эти рудиментарные пыльцевые массы, которые никогда не могут быть естественным образом удалены из своих гнезд, будучи положены на слегка липкое рыльце мужского Catasetum, выпустили свои трубки.

Род Catasetum необычайно интересен в нескольких отношениях. Раздельность полов неизвестна у других орхидей, пожалуй, за исключением родственного рода Cycnoches. У Catasetum мы имеем три половые формы, обыкновенно сидящие на разных растениях, но иногда встречающиеся вместе на одном и том же; притом эти три формы удивительно

* F. Müller, «Bot. Zeitung», 1868, стр. 630.

отличаются друг от друга, гораздо больше, чем, например, павлин от павы. Но появление этих трех форм теперь перестает быть аномалией и не может рассматриваться как беспримерный случай изменчивости.

Этот род еще интереснее по своему способу опыления. Мы видим, что цветок терпеливо дожидается, вытянув вперед щупальцы в благоприятном положении, готовые подать весть, как только насекомое всунет голову во впадину губы. Женский Monachanthus, не имея настоящих, предназначенных к выбрасыванию, поллиниев, лишен щупалец. У мужской и гермафродитной форм, именно у *Catasetum tridentatum* и *Myanthus barbatus*, поллинии лежат сложенными вдвое, как пружина, готовые мгновенно выскочить в случае прикосновения к щупальцам. Поллиний всегда выбрасывается тем концом вперед, на котором находится диск; диск выстлан липким веществом, которое быстро затвердевает и прочно прикрепляет членистую ножку к телу насекомого. Насекомое перелетает с цветка на цветок, пока, наконец, не посетит цветок женский, тогда оно вводит одну из пыльцевых масс в рыльцевую полость. Как только насекомое улетает прочь, упругая каудикула, настолько слабая, что не может преодолеть липкости рыльцевой поверхности, разрывается, оставляя после себя пыльцевую массу; тогда пыльцевые трубки медленно выступают, проникают через рыльцевый канал, и акт оплодотворения завершается. Кто бы имел смелость предположить, что распространение вида зависит от такого сложного, кажущегося искусственным, но тем не менее такого удивительного устройства?

Я исследовал еще три других рода, отнесенные Линдли к маленькому подсемейству Catasetidae, именно Mormodes, Cycnoches и Cyrtopodium. Последнее растение было куплено мною под этим названием и имело цветочный стебель фута в четыре высоты, несший желтоватые с красными крапинами прицветники; но цветки не представляли ни одной из замечательных особенностей трех прочих родов, за исключением той, что пыльник был подвижно прикреплен к острию, выступающему из вершины колонки, как у Catasetum.

Mormodes ignea.— Чтобы показать, как иногда трудно понять способ опыления какой-нибудь орхидеи, могу упомянуть, что я тщательно осмотрел двенадцать цветков,* производя разные опыты и записывая результаты, прежде чем хоть сколько-нибудь мог понять значение и действие различных частей. Ясно было, что поллинии выбрасываются, как у Catasetum, но я не мог сказать даже в виде догадки, каким образом каждая часть цветка исполняет свое назначение. Я отказался от этого случая, как от безнадежного, но когда стал подводить итоги своим наблюдениям, мне внезапно пришло в голову объяснение, которое я сейчас дам и правильность которого впоследствии подтвердилась неоднократными опытами.

Цветок — необыкновенного вида, а механизм его еще любопытнее его внешности (рис. 32). Основание колонки отогнуто назад, под прямым углом к завязи или стебельку, затем колонка принимает вертикальное положение почти до верхушки, где она снова согнута. Кроме того, она

* Я должен высказать сердечную признательность м-ру Рекеру из Вест-Хилла в Уэндсуэрте за то, что он одолжил мне экземпляр этого Mormodes с двумя отличными соцветиями, изобилующими цветками, а также за то, что он позволил мне продержать растение довольно продолжительное время.

своеобразно закручена, так что ее передняя поверхность, состоящая из пыльника, клювика и верхней части рыльца, обращена к одной стороне цветка, вправо или влево, смотря по положению цветка в соцветии. Закрученная рыльцевая поверхность простирается вниз до основания колонки и образует глубокую впадину у нижнего конца. Большой

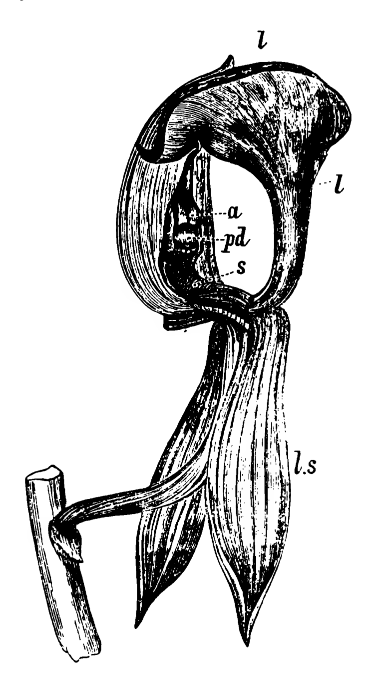


Рис. 32. *Mormodes ignea*.

Цветок сбоку; верхний чашелистик и верхний лепесток, обращенный к зрителю, отрезаны; губа на рисунке несколько приподнята, чтобы показать углубление на ее нижней поверхности, которая должна была бы быть плотно прижата к изогнутой вершине колонки.

a — пыльник, *pd* — ножка поллиния, *s* — рыльце, *l* — губа, *l. s* — боковой чашелистик

липкий диск поллиния помещен в этой впадине под самым клювиком; на рисунке (*pd*) видно, как клювик прикрыт согнутой ножкой.

Гнездо пыльника (*a* на рисунке) вытянутое и треугольное; оно близко походит на гнездо Catasetum, но не простирается до верхушки колонки. Верхушка состоит из тонкой приплюснутой нити, которая, как я предполагаю по аналогии с Catasetum, есть вытянутая тычиночная нить; но она может быть продолжением какой-нибудь другой составной части колонки. В бутоне она пряма, но перед распусканием цветка сильно сгибается под давлением губы. Пучок спиральных сосудов восходит по колонке до самой верхушки гнезда пыльника; затем они перегибаются и на некоторое расстояние спускаются вниз по гнезду пыльника. Место перегиба образует собою короткое тонкое сочленение, посредством которого вершина гнезда пыльника подвижно прикреплена к колонке ниже ее согнутой верхушки. Сочленение, хоть оно размером меньше булавочной головки, имеет первостепенное значение, ибо оно чувствительно и передает толчок от прикосновения диску поллиния, заставляя

его отделяться от места прикрепления. Сочленение служит также для того, чтобы направлять поллиний во время его выбрасывания. Так как оно должно передавать необходимый стимул и диску, то можно заподозрить, что часть клювика, лежащая в тесном соприкосновении с нитью пыльника, доходит до этой точки; но я не мог найти здесь различия в строении, сравнивая эти части с частями Catasetum. Клеточная ткань вокруг сочленения переполнена жидкостью, и крупная капля ее выступает, когда пыльник отрывается от колонки во время выбрасывания поллиния. Может быть, это переполнение облегчает разрыв сочленения.

Поллиний не особенно отличается от поллиния Catasetum (см. рис. 29, D); точно так же он лежит изогнутый вокруг клювика, который меньше выступает вперед, чем в названном роде. Впрочем, верхний широкий конец ножки заходит под пыльцевые массы внутрь пыльника; а пыльцевые массы прикреплены довольно слабыми каудикулами к срединному гребню на ее верхней поверхности.

Липкая поверхность большого диска соприкасается с кровлей рыльцевой полости, так что посещающее цветок насекомое не может его задеть. Передний конец диска снабжен маленькой свисающей занавеской (смутно изображенной на рис. 32); последняя до акта выбрасывания непрерывно соединена по обеим сторонам с верхними краями рыльцевой полости. Ножка прикреплена к заднему концу диска; но по освобождении диска самая нижняя часть ножки перегибается вдвое, так что тогда кажется, будто она прикреплена к центру диска посредством колена.

Строение губы венчика в высшей степени замечательно: у основания она сужена в стебелек почти цилиндрический, а бока ее так отогнуты, что почти сходятся сзади, образуя складчатый гребень на вершине цветка. Поднявшись отвесно, она загибается дугою над верхушкой колонки, к которой она плотно прижата. В этом месте губа (даже в бутоне) имеет легкую впадину, в которой помещается согнутая верхушка колонки. Это легкое вдавливание, очевидно, соответствует большой впадине с толстыми мясистыми стенками, обгрызаемыми насекомыми, на передней поверхности губы у различных видов Catasetum. Здесь же вследствие своеобразного изменения функции эта впадина служит к тому, чтобы удерживать губу в надлежащем положении на верхушке колонки; но, может быть, она привлекательна также и для насекомых. На рис. 32 губа нарочно слегка приподнята, чтобы показать вдавление и согнутую нить. При естественном положении ее почти можно уподобить огромной треуголке, поддерживаемой ножкой и помещенной на голове колонки.

Скручивание колонки, которого я не видел ни у какой другой орхидеи, ведет к тому, что все важные органы плодоношения цветка на левой стороне соцветия смотрят влево, все органы на правой стороне — смотрят вправо. Таким образом, два цветка, взятые с противоположных сторон одного и того же соцветия, будучи поставлены в одинаковое относительное положение, оказываются скрученными в противоположных направлениях. Один цветок, стесненный другими, был почти не скручен, так что колонка его приходилась против губы. Губа тоже слегка скручена: например, в изображенном цветке, который был обращен влево, среднее ребро губы сначала закручивалось вправо, потом влево, но в меньшей степени, и, будучи загнуто, нажимало на заднюю поверх-

ность крючковатой верхушки колонки. Скручивание всех частей цветка начинается еще в бутоне.

Положение, занятое таким образом различными органами, в высшей степени важно, ибо если бы колонка и губа не были закручены в бок, то поллинии, выбрасываясь, ударились бы в нависшую губу и отскочили бы назад, что действительно и случилось с единственным ненормальным цветком, имевшим почти прямую колонку. Если бы органы не были скручены в противоположных направлениях, на противоположных сторонах одного и того же обильного цветками соцветия, так, чтобы постоянно быть обращенными наружу, то не было бы свободного пространства для выбрасывания поллиниев и для того, чтобы они могли прилипнуть к насекомым.

Когда цветок распустится, три чашелистика свешиваются вниз, но два верхних лепестка остаются почти вертикальными. Основания чашелистиков, а особенно двух верхних лепестков, толсты, вздуты и имеют желтоватый оттенок; в совершенно зрелом состоянии они так переполнены жидкостью, что, если их уколоть тонкой стеклянной трубкой, жидкость вследствие капиллярного притяжения поднимается в ней до некоторой высоты. Эти вздутые основания, а также ножка губы имеют безусловно сладкий и приятный вкус; я почти не сомневаюсь, что они служат приманкой для насекомых, так как свободный нектар не выделяется.

Теперь я постараюсь показать, какова координация между всеми частями цветка, каково их совместное действие. Ножка поллиния огибает клювик, как у Catasetum; у этого последнего рода при освобождении она просто с силой выпрямляется, у Mormodes же происходит нечто большее. Если читатель посмотрит вперед на рис. 34, он увидит разрез бутона родственного рода Cycnoches, который отличается только формой пыльника и тем, что занавеска липкого диска свисает гораздо ниже. Предположим теперь такую упругость в ножке поллиния, что при освобождении она не только выпрямляется, но внезапно перегибается в обратную сторону, так что образует неправильное кольцо. Изогнутая поверхность, прежде соприкасавшаяся с выдающимся клювиком, теперь является внешней стороной кольца. Наружная поверхность занавески, висящая под диском, не липка; теперь она лежит на гнезде пыльника, липкой поверхностью диска кнаружи. Именно это и происходит у Mormodes. Но поллиний производит свой обратный изгиб с такою силой (повидимому, ему содействует поперечное свертывание кнаружи краев ножки), что не только сам складывается в кольцо, но внезапно отскакивает от выдающейся поверхности клювика. Так как две пыльцевые массы вначале довольно прочно прикреплены к гнезду пыльника, то последнее отрывается вследствие отдачи, а так как тонкое сочленение на верхушке гнезда пыльника поддается не так легко, как основной край, то пыльник вместе с его гнездом мгновенно вскидывается кверху, подобно маятнику. Но во время движения вверх сочленение поддается, и все тело взлетает перпендикулярно на воздух, на один-два дюйма над концевой частью губы и как раз против нее. Если ничего нет на пути при падении поллиния, то он обыкновено спускается и прилипает, хотя не прочно, к складчатому гребню губы, над самой колонкой. Я сам не раз был свидетелем всего здесь описанного.

Занавеска диска, которая, после того как поллиний образует собою кольцо, лежит на гнезде пыльника, оказывает значительную услугу,

препятствуя липкому краю диска пристать к пыльнику и удержать поллиний навсегда в форме кольца. Это было бы гибельно, как мы сейчас увидим, для последующего движения поллиния, которое необходимо для опыления цветка. В некоторых моих опытах, когда свободное действие частей было задержано, это и случилось, и поллиний вместе с гнездом пыльника остались навсегда склеенными в форме неправильного кольца.

Я уже указывал, что крошечное сочленение, при помощи которого гнездо пыльника соединено с колонкой немного ниже ее согнутой верхушки, чувствительно к прикосновению. Я пробовал четыре раза и нашел, что можно трогать с некоторой силой любую другую часть; но когда я слегка прикасался к этой точке тончайшей иглой, мгновенно разрывалась перепонка, соединяющая диск с краями рыльцевой полости, где он помещается, и поллиний взлетал вверх и падал на гребень губы, как только что было описано.

Предположим, что насекомое сядет на складчатый гребень губы, — и нет другой удобной посадочной площадки, — а затем перегнется через переднюю часть колонки, чтобы грызть или сосать вздутые от сладкой жидкости основания лепестков. Вес и движения насекомого потревожат губу и согнутую под нею верхушку колонки: последняя, нажав на сочленение в углу, вызовет выбрасывание поллиния, который неизбежно ударится о голову насекомого и пристанет к ней. Я пробовал класть палец в перчатке на верхушку губы, чуть-чуть выставляя кончик за край ее; затем, когда я слегка шевелил пальцем, наблюдалось поистине красивое зрелище: поллиний мгновенно выбрасывался вверх, и липкая поверхность диска непременно ударялась о мой палец и плотно к нему приставала. Тем не менее я сомневаюсь, достаточно ли веса и движений насекомого для такого косвенного действия на чувствительную точку; но взгляните на рисунок, и вы увидите, насколько вероятно, что перегнувшееся насекомое поставит передние ножки за край губы на верхушку гнезда пыльника и тронет таким образом чувствительную точку. Поллиний тогда выбросится, липкий же диск непременно ударит насекомое в голову и пристанет к ней.

Прежде чем итти дальше, может быть, стоит упомянуть некоторые из более ранних опытов, произведенных мною. Я глубоко колол различные части колонки, включая и рыльце, отрезал лепестки, даже губу, не вызывая выбрасывания поллиния; однако это случилось однажды, когда я довольно грубо перерезал толстую ножку губы, несомненно таким образом потревожив нитевидную верхушку колонки. Когда я осторожно приподнимал гнездо пыльника, у основания или сбоку, поллиний выбрасывался, но в этом случае чувствительное сочленение неизбежно должно было согнуться. Когда цветок долго простоит распустившимся и почти готов сам выбросить поллинии, легкий толчок в любую часть цветка вызывает этот акт. Давление на тонкую ножку поллиния, а следовательно, и на лежащий под нею выдающийся клювик сопровождается выбрасыванием пыльцевых масс; впрочем, это не удивительно, так как толчок от прикосновения к чувствительному сочленению должен был передаться диску через эту часть клювика. У Catasetum легкое давление на эту точку не вызывает выбрасывания; но у названного рода выдающаяся часть клювика не лежит на пути, по которому толчок должен передаться от щупальцев к диску. Капля хлороформа, винного спирта или кипящей воды, помещенная на этой

части клювика, не оказала действия; к моему удивлению, помещение всего цветка в пары хлороформа тоже не подействовало.

Видя, что эта часть клювика чувствительна к давлению, что цветок широко раскрыт с одной стороны, и подготовленный примером Catasetum, я вначале был убежден, что насекомые входят в нижнюю часть цветка и трогают клювик. Вследствие этого я нажимал на клювик предметами различной формы, но липкий диск ни разу не пристал к предмету как следовало. Если я употреблял толстую иглу, поллиний, выбрасываясь, образовывал вокруг нее кольцо липкой стороной наружу; если я употреблял широкий плоский предмет, поллиний извивался на нем и иногда свертывался в спираль, но диск или не прилипал совсем, или прилипал весьма несовершенным образом. После двенадцатой пробы я был в отчаянии. Странное положение губы, насаженной на верхушку колонки, должно было показать мне, что именно здесь место для опыта. Мне следовало бы отвергнуть мнение, будто губа посажена так без всякой цели. Я упустил из виду это простое указание, и долгое время мне совершенно не удавалось понять строение цветка.

Мы видели, что, когда поллиний выбрасывается и взлетает вверх, он пристает липкой поверхностью диска ко всякому предмету, выступающему за край губы над самой колонкой. Будучи так прикреплен, он образует неправильное кольцо, причем оторванное гнездо пыльника все еще покрывает пыльцевые массы, которые находятся возле самого диска; но они защищены от прилипания к нему висячей занавеской. В таком положении выдающаяся и изогнутая часть ножки вполне воспрепятствовала бы пыльцевым массам попасть на рыльце, даже если предположить, что гнездо пыльника свалится. Предположим теперь, что поллиний прикреплен к голове насекомого, и посмотрим, что произойдет. Ножка, только что отделенная от клювика, бывает влажна; по мере высыхания она медленно выпрямляется; когда же она выпрямится совершенно, гнездо пыльника легко сваливается. Пыльцевые массы теперь обнажены и прикреплены к концу ножки легко разрывающимися каудикулами, на должном расстоянии и в положении, приноровленном к тому, чтобы попасть в липкое рыльце, как только насекомое посетит другой цветок. Таким образом, структура во всех своих деталях является замечательно приспособленной для акта опыления.

Гнездо пыльника сваливается, уже исполнив свое тройное назначение, именно: сочленение его послужило органом чувства, его слабое прикрепление к колонке оказало направляющее влияние, заставив поллиний сначала взлететь перпендикулярно вверх, а нижний край его вместе с занавеской диска предохранил пыльцевые массы против приклеивания навсегда к липкому диску.

Из наблюдений, произведенных над пятнадцатью цветками, я убедился, что выпрямление ножки происходит не раньше, как через двенадцать — пятнадцать минут. Первое движение, вызывающее акт выбрасывания, зависит от упругости; второе же, медленное, от высыхания внешней выпуклой поверхности; но это последнее движение отлично от движения, наблюдаемого в поллиниях столь многих Vandeae и Ophreae, ибо поллиний этого Mormodes, будучи положен в воду, не вернулся к кольцеобразной форме, принятой им сначала вследствие упругости.

Цветки гермафродитны. Поллинии развиты вполне. Удлиненная рыльцевая поверхность чрезвычайно липка и изобилует бесчисленными

сосочками, содержимое которых съеживается и створаживается менее чем через час по погружении в винный спирт. Пребывание в спирту в течение одного дня подействовало на сосочки так, что они исчезли, чего я не замечал ни у какой другой орхидеи. Семяпочки, пробыв в спирту день-два, имели обычный полупрозрачный рыхлый вид, общий всем гермафродитным и женским орхидеям. Ввиду необычайной длины рыльцевой поверхности я ожидал, что если поллинии не выбросятся под влиянием прикосновения, то гнездо пыльника отделится, пыльцевые массы перевесятся вниз и опылят рыльце того же самого цветка. Поэтому я оставил четыре цветка в покое; когда они простояли распустившимися от восьми до десяти дней, упругость ножки превзошла силу прикрепления, и поллинии выбросились сами собой, но не упали на рыльце и, следовательно, пропали даром.

Хотя *Mormodes ignea* гермафродит, однако она должна быть так же вполне двудомна в функциональном отношении, как и Catasetum; ибо, так как проходит от двенадцати до пятнадцати минут, прежде чем выпрямится ножка выброшенного поллиния и отпадет гнездо пыльника, то почти несомненно, что за это время насекомое с прикрепленным к его голове поллинием оставит одно растение и перелетит на другое.

Mormodes luxata.— Этот редкий и прекрасный вид опыляется таким же способом, как *Mormodes ignea*, но по строению отличается в нескольких важных пунктах. Правая и левая стороны одного и того же цветка отличаются одна от другой даже в большей степени, чем у последнего вида. Один лепесток и один чашелистик торчат под прямым углом к колонке, между тем как соответственные части на другой стороне стоят отвесно и окружают ее. Загнутая кверху и закрученная губа снабжена двумя большими боковыми лопастями; из них одна обнимает колонку, между тем как другая отчасти открыта с той стороны, где первые лепесток и чашелистик лежат плоско. Таким образом, насекомые легко могут войти в цветок с этой последней стороны. Все цветки на левой стороне соцветия открыты слева, между тем как цветки на правой стороне открыты справа. Скрученная колонка со всеми важными составными частями и со своей согнутой под прямым углом верхушкой близко походит на соответствующие части у *M. ignea*. Но нижняя сторона губы не лежит на согнутой под прямым углом верхушке колонки и не нажимает на нее. Колонка стоит свободно посредине чаши, образованной концом губы.

Немногие цветки попали ко мне в пригодном для исследования виде, так как три из них выбросили поллинии от полученных дорогою толчков. Я глубоко колол губу, колонку и рыльце некоторых цветков безо всякого результата, но когда я слегка прикоснулся иглой — не к пыльниковому сочленению, как у предыдущего вида, а к верхушке колонки одного цветка, поллиний мгновенно был выброшен. Основания лепестков и чашелистиков не бывают вздуты и сочны, как у *M. ignea*, и я почти не сомневаюсь, что насекомые грызут губу, которая толста, мясиста и обладает тем же своеобразным вкусом, что и у Catasetum. Если бы насекомое принялось грызть концевую чашу, оно едва ли могло бы не задеть верхушки колонки, а тогда поллиний взлетел бы вверх и прилип к какой-нибудь части тела насекомого. Ножки поллиниев выпрямляются, и гнезда пыльников сваливаются минут через пятнадцать после акта выбрасывания. Поэтому мы можем с уверенностью пред-

положить, что этот вид опыляется таким же своеобразным способом, как и *Mormodes ignea*.

Cycnoches ventricosum.— М-р Вейч был так добр, что присылал мне два раза несколько цветков и бутонов этого необыкновенного растения Рисунок цветка в его естественном положении, с одним отрезанным чашелистиком, показан на рис. 33, а продольный разрез молодого бутона на рис. 34 [см. стр. 212].

Губа толста, мясиста и обладает обычным для Catasetidae вкусом этого органа; по форме она походит на неглубокий таз, опрокинутый вверх дном. Два другие лепестка и все три чашелистика отогнуты. Колонка почти цилиндрическая, тонкая, гибкая, упругая и необычайно длинная. Она изгибается так, что рыльце и пыльник приходятся против выпуклой поверхности губы и под нею. Верхушка колонки далеко не так вытянута, как у Mormodes и Catasetum. Поллинии близко походят на поллинии Mormodes, но диск больше, а занавеска его, снабженная бахромкой, так велика, что закрывает весь вход в рыльцевую полость. Строение этих частей лучше всего видно на разрезе (рис. 34), где ножка поллиния еще не отделилась от клювика, но будущая линия отделения намечена линией стекловидной ткани (пунктир на рисунке). Нить пыльника (*f*, рис. 34) еще не выросла во всю длину. При полном развитии она несет два маленьких листообразных придатка, лежащих на пыльнике. Наконец, по бокам рыльца находятся два легких выступа (рис. 33), повидимому, изображающих щупальцы Catasetum, но не обладающих одинаковой с ними функцией.

Губа и выступы по бокам рыльца не чувствительны; но в трех случаях, когда я мгновенно прикасался к нити, между маленькими листовидными придатками, поллиний выбрасывался таким же образом и посредством того же механизма, что и у Mormodes, но он вылетал только на расстояние около дюйма. Если за нить заденет предмет, который не будет тотчас удален, или насекомое, то диск непременно прилипнет к нему. М-р Вейч сообщает мне, что он часто прикасался к концу колонки, и поллиний прилипал к его пальцу. Когда поллиний выбросится, ножка образует кольцо, причем внешняя поверхность занавески диска лежит на пыльнике и покрывает его. Минут через пятнадцать ножка выпрямляется, гнездо пыльника сваливается, и поллиний приходит теперь в надлежащее положение для опыления другого цветка. Как только липкое вещество на нижней поверхности диска подвергнется действию воздуха, оно быстро меняет цвет и затвердевает. Тогда оно удивительно крепко пристает к любому предмету. Из этих различных фактов и по аналогии с другими Catasetidae мы можем заключить, что насекомые посещают цветки, чтобы грызть губу, но нельзя сказать заранее, садятся ли они на поверхность, которая на рисунке приходится сверху (рис. 33), а потом переползают через край, чтобы грызть выпуклую поверхность, и при этом задевают брюшками за конец колонки, или же они с самого начала садятся на эту часть колонки; но в обоих случаях они должны вызвать выбрасывание поллиниев, которые прилипнут где-нибудь к их телу.

Рассмотренные мною экземпляры были, несомненно, мужскими растениями, ибо поллинии были хорошо развиты. Рыльцевая полость была выстлана толстым слоем рыхлого вещества, которое не было липко. Но так как цветки никак не могут быть опылены, пока не выбросятся поллинии вместе с большой занавеской, прикрывающей всю рыльцевую

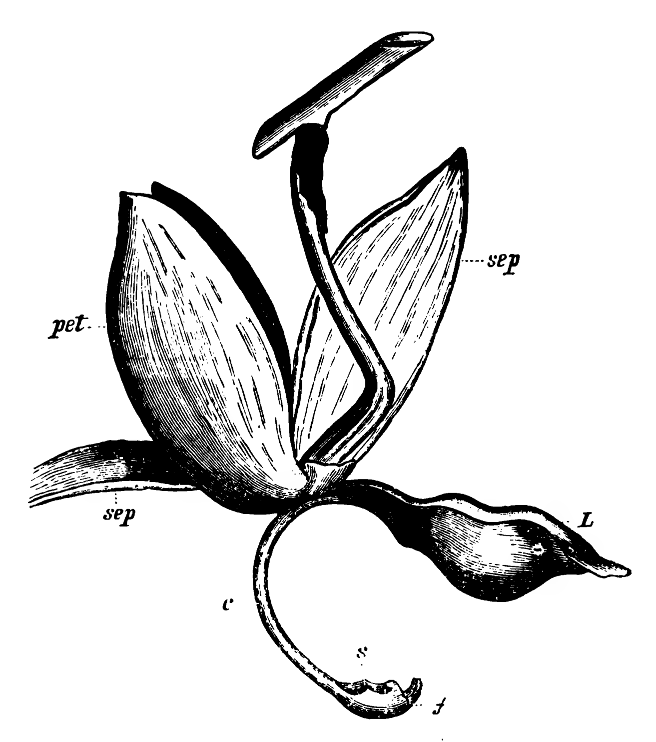


Рис. 33. *Cycnoches ventricosum.*

Цветок в его естественном повислом положении.

c — колонка после того, как пыльцевые массы были выброшены вместе с пыльником, *f* — нить пыльника, *s* — рыльцевая полость, *L* — губа, *pet* — два боковых лепестка, *sep* — чашелистики.

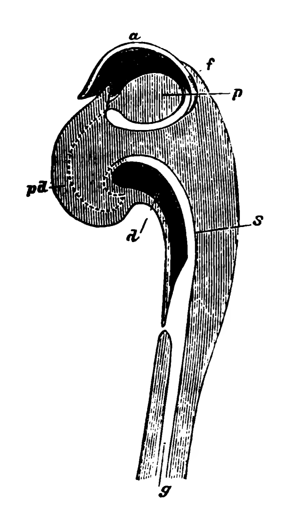


Рис. 34. [*Cycnoches ventricosum.*]

Схематический разрез через цветочную почку; колонке придано вертикальное положение.

a — пыльник, *f* — нить пыльника, *p* — пыльцевая масса, *pd* — ножка поллиния, едва отделившаяся от клювика, *d* — диск поллиния с занавеской, свисающей вниз, *s* — рыльцевая полость, *g* — рыльцевый канал, ведущий к завязи.

поверхность, то возможно, что в более поздний период эта поверхность становится липкой, чтобы удержать пыльцевые массы. Семяпочки, пробыв некоторое время в алкоголе, были наполнены буроватым рыхлым веществом, как всегда бывает у вполне развитых семяпочек. Поэтому кажется, что этот Cycnoches должен быть гермафродитом; и м-р Бетмен в своем труде об орхидеях говорит, что этот вид производит семена, не будучи, насколько я понимаю, опылен искусственно; но мне непонятно, каким образом это возможно. С другой стороны, Беер говорит,* что рыльце у Cycnoches сухое и что это растение никогда не приносит семян. По словам Линдли, *C. ventricosum* производит на одной и той же цветочной стрелке одни цветки с простой губой, а другие с сильно разрезанной и иначе окрашенной (именно, так называемый *C. egertonianum*) и третьи в промежуточном состоянии. Вследствие аналогичного различия в цветках Catasetum, мы склонны думать, что имеем здесь мужские, женские и гермафродитные формы одного и того же вида Cycnoches.**

Я кончил теперь свое описание Catasetidae, а равно и многих других Vandeae. Изучение этих удивительных и часто прекрасных произведений [природы], со всеми многочисленными приспособлениями их, с частями, способными к движению, и другими, одаренными чем-то столь похожим на чувствительность, хотя, несомненно, отличным от нее, представлялось мне чрезвычайно интересным. Цветки орхидей, в их странном и бесконечном разнообразии форм, можно сравнить с большим классом позвоночных — рыбами, или, еще удачнее, с тропическими Homoptera, которые кажутся нам сформированными по самой необузданной прихоти,*** но это, несомненно, кажется нам по причине нашего незнания их потребностей и жизненных условий.

* Цитировано Ирмишем (Irmisch, «Beiträge zur Biologie der Orchideen», 1853, стр. 22).

** Lindley, «Vegetable Kingdom», 1853, стр. 177. Он также опубликовал в «Botanical Register», лист 1951, случай, когда на общей стрелке другого вида Cycnoches появились две формы. М-р Бетмен также говорит, что *C. egertonianum* заведомо производит в Гватемале и раз произвел в Англии стрелки с пурпурными цветками совершенно иного вида Cycnoches, но что вообще в Англии он производит стрелки обыкновенного желтого *C. ventricosum*.

*** [Homoptera—равнокрылые хоботные, отряд насекомых, включающий цикадовых, тлей, червецов и др. подотряды. Тропические — главным образом американские и азиатские — цикады отличаются необычайностью своей формы и окраски.—*Ред.*]

ГЛАВА VIII

CYPRIPEDEAE.—ГОМОЛОГИИ ЦВЕТКОВ У ОРХИДЕЙ

Cypripedium сильно отличается от всех других орхидей. — Губа венчика в форме туфли с двумя маленькими отверстиями, через которые могут ускользать насекомые. — Способ опыления при помощи маленьких пчел из рода Andrena.— Гомологичность различных частей цветков Orchideae. — Удивительная степень видоизменений, которым они подверглись.

Теперь мы дошли до последней, седьмой трибы Линдли, которая, по мнению большинства ботаников, заключает один только род Cypripedium, отличающийся от всех других орхидей в гораздо большей степени, чем какие-либо другие две из них — одна от другой. Вымирание форм должно было происходить здесь в огромных размерах, так что множество промежуточных форм было уничтожено, и только один этот род, теперь широко распространенный, остался в качестве памятника прежнего более простого состояния большого отряда орхидей. Cypripedium не имеет клювика, потому что все три рыльца вполне развиты, хотя и сращены между собою. Единственный пыльник, встречающийся у всех других орхидей, здесь находится в зачаточном состоянии и представляется в виде одного щитовидного выступа, имеющего глубокую выемку или углубление на нижнем крае. С другой стороны, здесь есть два фертильных пыльника, принадлежащих к внутреннему кругу, у обыкновенных орхидей состоящему из различных рудиментов. Пыльцевые зерна не соединены друг с другом по три или по четыре, как это столь часто бывает у многих других родов, не связаны эластическими нитями, не снабжены каудикулами и не склеены в восковидные массы. Губа венчика — больших размеров и представляет собою сложный орган, как и у всех других орхидей.

Последующие замечания касаются только шести исследованных мною видов, а именно: *Cypripedium barbatum*, *purpuratum*, *insigne*, *venustum*, *pubescens* и *acaule*,[46] хотя мне случалось наблюдать и некоторые другие виды. Основная часть венчика завернута вокруг короткой колонки, так что ее края почти сходятся друг с другом вдоль спинной поверхности, а широкий конец завернут особенным образом, образуя нечто вроде башмака, закрывающего конец цветка. Отсюда и происходит английское название «дамская туфелька». Образующие свод края губы вогнуты или же иногда просто гладки и глянцевиты изнутри; это обстоятельство имеет большое значение, препятствуя насекомым, вошедшим в губу венчика, выбраться через большое отверстие на ее верхней поверхности. В том положении, в каком растет этот цветок, спинная поверхность колонки оказывается наверху, как это и изобра-

жено здесь. Поверхность рыльца слегка выпукла и не липка; она расположена почти параллельно нижней поверхности губы венчика. При естественном положении цветка край спинной поверхности рыльца лишь едва различим между краями губы венчика и через выемку в зачаточном щитовидном пыльнике (*a'*), на рисунке же (рис. 35, A, *s*) край рыльца выведен наружу за края опущенной вниз губы, и башмак слегка отогнут книзу, так что цветок изображен гораздо более открытым, чем в действительности. Сквозь два небольших отверстия или открытых промежутка губы (фиг. A) с той и с другой ее стороны подле

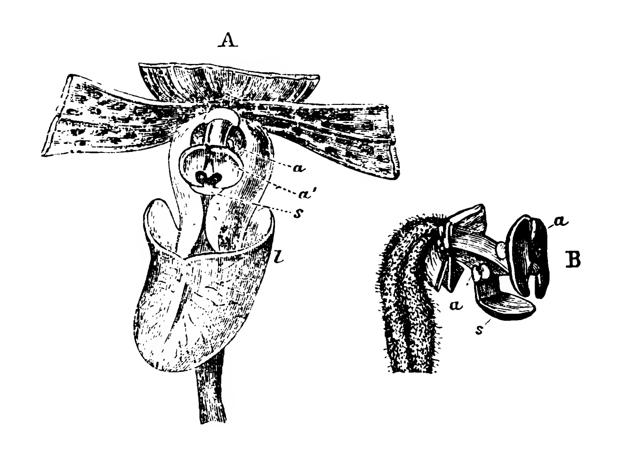


Рис. 35. *Cypripedium.*

a — пыльник, *a'* — рудиментарный щитовидный пыльник, *s* — рыльце, *l* — губа

A — цветок сверху; чашелистики и лепестки, за исключением губы, частью отрезаны. Губа слегка опущена, так что спинная поверхность рыльца не закрыта; края губы вследствие этого несколько разошлись, и носок, т. е. конец губы, расположен ниже, чем в действительности.

B — колонка сбоку; все лепестки и чашелистики отрезаны.

колонки можно видеть края пыльцевых масс двух боковых пыльников (*a*). Упомянутые два отверстия существенно важны для опыления цветка.

Пыльцевые зерна окружены липкою жидкостью и погружены в нее; ее клейкость так велика, что ее можно вытягивать в короткие нити. Так как оба пыльника находятся позади и выше нижней выпуклой поверхности рыльца (см. фиг. B), то клейкая пыльца без посторонней помощи никак не может попасть на эту функционирующую поверхность рыльца. Экономия, которую обнаруживает здесь природа в способе достижения этой цели, — поразительна. У всех других орхидей, которых я наблюдал, рыльце — липкое и более или менее вогнутое, вследствие чего и задерживается сухая пыльца, переносимая при помощи липкого вещества, выделяемого клювиком или видоизмененным рыльцем. У Cypripedium пыльца клейкая и принимает на себя ту функцию приклеивания, которая у всех других орхидей, кроме Vanilla, исключительно принадлежит клювику и двум сросшимся рыльцам. Наоборот, у Cypripedium эти последние органы совершенно теряют свою липкость и одновременно с этим становятся слегка выпуклыми,

вследствие чего они более успешно счищают клейкую пыльцу, приставшую к телу насекомого. Сверх того, у нескольких североамериканских видов, например у *Cypripedium acaule* и *pubescens*, поверхность рыльца, как указывает профессор Аза Грей,* усажена «маленькими жесткими заостренными сосочками, направленными вперед и отлично приспособленными к тому, чтобы счищать пыльцу с головы или со спинки насекомого». Существует только одно частичное исключение из вышеуказанного правила, по которому пыльца у Cypripedium липка, а рыльце не липко и не выпукло, а именно у *C. acaule* пыльца, по наблюдениям Аза Грея, более зерниста и менее липка, чем у других американских видов, и только у того же *C. acaule* рыльце слегка выгнуто и липко. Таким образом, исключение почти подтверждает здесь справедливость общего правила.

Мне никогда не удавалось обнаружить присутствие нектара в губе; то же самое замечает и Курр** относительно *C. calceolus*. Однако внутренняя поверхность губы у тех видов, которые я наблюдал, одета волосками, на вершинах которых выделяются маленькие капли слегка липкой жидкости. Если бы они были сладки или питательны, то были бы достаточны для привлечения насекомых. Эта жидкость, высыхая, образует хрупкую корочку на вершинах волосков. Что бы ни служило здесь приманкой, несомненно одно, что маленькие пчелы часто влезают в губу.

Прежде я предполагал, что насекомые садятся на губу и вводят свои хоботки сквозь одно из отверстий, лежащих подле пыльников, так как оказалось, что когда я вводил щетинку указанным способом, то клейкая пыльца приставала к ней, и потом ее можно было оставить на рыльце; однако эта последняя часть операции удавалась плохо. После появления этой книги профессор Аза Грей написал мне,*** что исследование различных американских видов привело его к убеждению, что цветки опыляются маленькими насекомыми, проникающими в губу через большое отверстие на верхней поверхности и выползающими сквозь одно из двух отверстий, находящихся подле пыльников и рыльца. Сообразно с этим я сначала ввел несколько мух в губу *C. pubescens* через большое отверстие, но они или слишком крупны, или слишком глупы и не выползали надлежащим образом. Тогда я поймал и поместил внутрь губы очень маленькую пчелу, которая показалась мне приблизительно подходящей по своим размерам, а именно — *Andrena parvula*: по странной случайности оказалось, что она принадлежала к роду, от которого, как мы сейчас увидим, и зависит опыление *C. calceolus* в природном состоянии. Эта пчела тщетно старалась выползти тем же самым путем, каким она вошла: она всякий раз падала назад вследствие того, что края губы загнуты внутрь. Таким образом, губа действует подобно одной из тех конических ловушек с загнутыми внутрь краями, которые продаются для ловли жуков и тараканов в лондонских кухнях. Пчела не могла выползти сквозь щели между загнутыми краями основной части губы, так как здесь ей преграждала путь удлиненная треугольная зачаточная тычинка. В конце концов она проложила себе дорогу сквозь одно из маленьких отверстий подле одного из пыльников, и, когда я

* Asa Gray, «American Journal of Science», т. XXXIV, 1862, стр. 428.
** Kurr, «Bedeutung der Nectarien», 1833, стр. 29.
*** Смотри также «American Journal of Science», т. XXXIV, 1862, стр. 427.



Cypripedium Sanderianum.

Из «Reichenbachia», Orchids illustrated and described by F. Sanders, т. I, табл. 3, London, 1888.

поймал ее, оказалось, что она была испачкана клейкой пыльцой. Тогда я снова поместил ту же самую пчелу в губу, и она опять выползла сквозь одно из маленьких отверстий, попрежнему покрытая пыльцой. Я повторял эту операцию пять раз и всегда с одинаковым успехом. После этого я отрезал губу, чтобы исследовать рыльце, и нашел, что вся его поверхность была покрыта пыльцой. Следует заметить, что насекомое, выползая, должно сначала потереться о рыльце, а после об один из пыльников, так что оно не может оставить пыльцу на рыльце, прежде чем, обмазавшись пыльцой с одного цветка, оно не проникнет в другой; таким образом, вероятность перекрестного опыления между двумя различными растениями будет здесь велика. Дельпино * с большой проницательностью предсказал, что будет найдено какое-нибудь насекомое, действующее именно таким образом, потому что, — рассуждал он, — если бы насекомому приходилось вводить свой хоботок снаружи через одно из маленьких отверстий подле пыльников (как это я предполагал раньше), то рыльце должно было бы опылиться пыльцой того же самого растения; а этого он не допускал, будучи уверен в том, на чем я часто настаивал, а именно, что все приспособления к опылению устроены с таким расчетом, чтобы рыльце получало пыльцу с другого цветка или другого растения. Но все эти умозрительные доказательства представляются теперь излишними, так как, благодаря превосходным наблюдениям доктора Г. Мюллера,** мы знаем, что в природном состоянии *Cypripedium calceolus* опыляется только что описанным способом при посредстве пчел, принадлежащих к пяти видам Andrena.

Таким образом, становится понятной польза всех частей цветков, а именно: загнутых внутрь или глянцевитых внутренних краев губы, двух отверстий и их положения возле пыльников и рыльца, больших размеров средней зачаточной тычинки. Вследствие всего этого, каждое насекомое, проникающее в губу, оказывается вынужденным выползать сквозь один из узких проходов, по бокам которых расположены пыльцевые массы и рыльце. Мы видели, что у Coryanthes совершенно та же цель достигается тем, что губа наполовину наполнена выделяющейся жидкостью, а у Pterostylis и некоторых других австралийских орхидей тем, что губа раздражительна, вследствие чего, когда насекомое, входящее в цветок, касается ее, она замыкает весь цветок, за исключением одного узкого прохода.***

Гомологичность различных частей цветков у орхидей

Мало найдется цветков, теория строения которых обсуждалась бы так подробно, как это было с цветками Orchideae, и это неудивительно, если принять во внимание, как не похожи они на обыкновенные

* Delpino, «Fecondazione nelle piante Antocarpee», 1867, стр. 20.

** H. Müller, «Verh. d. Nat. Ver. für Pr. Rheinland u. Westfal.», Jahrg. XXV, III серия, т. V, стр. 1; см. также «Befruchtung der Blumen», 1873, стр. 76.

*** *Selenipedium palmifolium*, принадлежащая к Cypripedeae, имеет, по словам д-ра Крюгера («Journ. Linn. Soc. Bot.», т. VIII, 1864, стр. 134), очень пахучие цветки, которые «по всей вероятности всегда опыляются насекомыми. Губа, подобно некоторым цветкам Aristolochia, построена по системе рыболовной верши, т. е. в нее ведет воронковидное отверстие, через которое насекомым трудно выбраться. Единственное другое отверстие, находящееся близ основания губы, частично закрыто половым аппаратом, и насекомому приходится протискиваться наружу именно здесь».

цветки. Здесь будет уместно рассмотреть этот вопрос. Ни одна группа органических существ не может быть хорошо понята, пока не будут выяснены их гомологии, т. е. пока не сделается понятной общая схема, или, как часто ее называют, идеальный тип различных членов группы. Теперь не может существовать ни одного члена, в котором бы вполне была выражена эта схема; но это обстоятельство не уменьшает важности указанного вопроса для натуралиста,— вероятно, даже увеличивает ее с точки зрения полного понимания данной группы.

Гомологии какого-нибудь живого существа или группы существ всего вернее могут быть выяснены при прослеживании их эмбриологического развития, когда это представляется возможным, или при открытии органов в рудиментарном состоянии, или же при прослеживании в длинном ряде живых существ постепенных переходов от одной части к другой до тех пор, пока обе эти части или органы, хотя бы употребляемые для весьма различных функций и весьма непохожие один на другой, не будут связаны последовательным рядом коротких промежуточных звеньев. Неизвестно ни одного примера существования постепенной градации между двумя органами, если эти последние не представляют гомологически одного и того же органа.

Важность науки о гомологиях заключается в том, что она дает нам ключ к познанию возможной степени различия в плане строения в пределах какой-нибудь группы. Она дает нам возможность классифицировать самые разнообразные органы по надлежащим категориям; она показывает нам постепенные переходы, которые иначе не были бы замечены, и таким образом оказывает нам помощь при классификации; она объясняет многие уродства; она приводит нас к обнаружению незаметных или скрытых частей или даже простых следов частей и указывает нам значение рудиментов. Помимо этой пользы, гомология рассеивает туман, которым окутаны выражения вроде: схема природы, идеальные типы, основные планы или идеи и т. п., так как эти термины начинают выражать реальные факты. Пользуясь подобным руководством, натуралист видит, что все гомологичные части или органы, как бы разнообразны они ни были, являются видоизменениями одного и того же прародительского органа; прослеживая существующие переходы, он получает в руки ключ, позволяющий ему, насколько это возможно, проследить вероятный ход изменений, через которые прошли живые существа в течение длинного ряда поколений. Он может чувствовать себя уверенным в том, что,—прослеживает ли он эмбриологическое развитие, или разыскивает простейшие рудименты, или следит за постепенными переходами между самыми различными существами,— он разными путями идет к одной и той же цели и стремится приблизиться к познанию действительного прародителя группы, в том виде, как он некогда произрастал и жил. Вследствие этого вопрос о гомологиях приобретает значительно больший интерес.[47]

Хотя этот вопрос, с какой бы точки зрения он ни рассматривался, всегда будет представлять величайший интерес для естествоиспытателя, однако весьма сомнительно, чтобы указанные ниже подробности относительно гомологичности цветков у орхидей имели какой-либо интерес для обыкновенного читателя. Тем не менее, если он пожелает взглянуть, насколько знакомство с гомологией, хотя бы далеко не совершенное, выясняет предмет, то, быть может, данный пример окажется почти лучшим, какой только можно привести. Он увидит, как замеча-

тельно может быть сформирован цветок из многих отдельных органов; сколь совершенная связь может установиться между частями, первоначально различными; как могут быть органы применены для целей, сильно разнящихся от тех, для которых они собственно были предназначены; как другие органы могут быть полностью подавлены или могут оставить по себе лишь бесполезные знаки своего прежнего существования. Наконец, он увидит, как громадна была степень изменений, которые претерпели эти цветки по сравнению со своей родительской или типической формой.

Роберт Броун впервые ясно разобрал гомологии орхидей,* и, как и следовало ожидать, после него остается сделать лишь немногое. Руководясь общим строением однодольных растений и различными соображениями, он предложил учение, по которому цветок собственно состоит из трех чашелистиков, трех лепестков, шести пыльников, расположенных в два кружка, или мутовки (из которых только один пыльник, принадлежащий к наружному кружку, вполне развит у всех обыкновенных форм) и трех пестиков, из которых один превращен в клювик. Эти пятнадцать органов по обыкновению расположены пятью чередующимися кругами — по три в каждом. Относительно существования трех пыльников в двух из этих кругов Р. Броун не приводит достаточных доказательств, но полагает, что они комбинируются с нижней губой во всех тех случаях, когда на этом органе находятся гребни или валики. Линдли является последователем этих воззрений Броуна.**

Броун следил за прохождением спиральных сосудов в цветке при помощи поперечных разрезов*** и, как кажется, только иногда пользовался продольными разрезами. Так как спиральные сосуды развиваются в очень ранний период роста, а это обстоятельство всегда придает данной части большую ценность при выяснении гомологий; так как, далее, они, повидимому, имеют большое функциональное значение, хотя их функция и не вполне известна, то мне показалось достойным внимания (я руководился также и советами д-ра Гукера) проследить прохождение вверх всех спиральных сосудов в шести группах, окружающих завязь (ovarium). Из этих шести овариальных групп сосудов я буду называть (хотя и неправильно) ту, которая находится под губой, — передней группой; находящуюся под верхним чашелистиком —

* Я полагаю, что его последние взгляды были изложены в его знаменитом докладе, прочитанном 1—15 ноября 1831 года и напечатанном в «Linnean Transactions», т. XVI, стр. 685.

** Профессор Аза Грей описал (A s a G r a y, «American Journal of Science», июль 1866) уродливый цветок *Cypripedium candidum* и делает по поводу его следующее замечание: «Здесь мы имеем доказательство (и, быть может, первое прямое) того, что типический цветок у орхидей имеет два тычиночных круга, как это всегда утверждал Броун». Точно так же д-р Крюгер (C r ü g e r, «Journal Linn. Soc. Bot.», т. VIII, 1864, стр. 132) приводит доказательства в пользу существования пяти кругов органов, но он отрицает возможность заключать о гомологиях частей на основании прохождения сосудов и не признает того, что губа венчика образуется путем сращения одного лепестка с двумя лепестковидными тычинками.

*** B r o w n, «Linn. Transact.», т. XVI, стр. 696—701. Линк в своих «Bemerkungen über den Bau der Orchideen» (L i n k, «Botanische Zeitung», 1849, стр. 745) также, повидимому, основывался на поперечных разрезах. Если бы он проследил сосуды по направлению вверх, то, я думаю, он не стал бы оспаривать воззрений Броуна на природу двух пыльников у Cypripedium. Броньяр в своем превосходном сообщении (B r o g n i a r t, «Annales des Sciences naturelles», т. XXIV, 1831) кое-где указывает на прохождение некоторых спиральных сосудов.

задней группой, а две группы, расположенные по обе стороны завязи, — передней боковой и задней боковой группами.

Результат моих разрезов указан на приведенной ниже диаграмме (рис. 36). Пятнадцать маленьких кружков изображают собою такое же число групп спиральных сосудов, которые в каждом случае были прослежены вниз вплоть до одной из шести крупных овариальных групп сосудов. Они расположены пятью чередующимися кругами, как это изображено на диаграмме, причем, однако, я не стремился к тому, чтобы указать расстояния, на которых они отстоят друг от друга в действительности. Чтобы глаз легче мог ориентироваться, три центральные группы, идущие к трем пестикам, соединены треугольником. Пять групп сосудов проходят в три чашелистика и два верхних лепестка; три входят в губу, а семь тянутся по большой центральной колонке. Эти сосуды, как это можно видеть, расположены радиальными рядами, идущими от оси цветка, и все сосуды, принадлежащие к одному радиусу, всегда сходятся в одну и ту же овариальную группу; так, например, сосуды, принадлежащие верхнему чашелистику, плодоносному пыльнику (A_1) и верхнему столбику или рыльцу (т. е. клювику *Sr*), все соединяются вместе и образуют заднюю овариальную группу. Подобным же образом сосуды, снабжающие, например, левые нижние чашелистики, край губы венчика и одно из двух рылец (S) на той же стороне, соединяются и образуют переднебоковую группу; то же происходит со всеми другими сосудами.

Поэтому, если присутствие групп спиральных сосудов является надежным признаком, цветок орхидеи несомненно состоит из пятнадцати органов в весьма видоизмененном и сращенном состоянии. Мы видим, что из трех рылец нижние два обыкновенно сращены, а верхнее видоизменено в клювик (rostellum). Мы видим, что из шести тычинок, расположенных в два кружка, обыкновенно только одна (A_1) плодовита. Однако у Cypripedium две тычинки внутреннего кружка (a_1 и a_2) плодовиты, а у других орхидей те же тычинки так или иначе представлены более явственно, чем остальные. Третья тычинка внутреннего круга (a_3), насколько можно проследить ее сосуды, образует переднюю часть колонки. Броун предполагает, что она часто образует срединный вырост или гребень, прикрепленный к губе венчика, или же, у Glossodia,* нитевидный орган, свободно выступающий впереди губы. Первый вывод не согласуется с моими разрезами, а относительно Glossodia мне ничего неизвестно. Броун полагал, что две бесплодные тычинки наружного кружка (A_2 и A_3) бывают представлены только в исключительных случаях, именно в виде боковых выростов губы; но я нашел, что соответствующие сосуды неизменно находятся в губе всех орхидей, которые я исследовал, даже когда губа очень узкая и вполне простая, как, например, у Malaxis, Herminium и Habenaria.

Таким образом, мы видим, что цветок орхидей состоит из пяти простых частей, а именно — трех чашелистиков и двух лепестков, и из двух сложных частей — колонки и губы. Колонка образована из трех пестиков и, обыкновенно, из четырех тычинок, которые все вполне сращены между собой. Губа образована из одного лепестка и двух лепестковидных тычинок наружного кружка, тоже вполне сросшихся воедино. В качестве обстоятельства, увеличивающего ве-

* См. наблюдения Броуна в главе «Apostasia» в Wallich's «Plantae Asiaticae rariores», 1830, стр. 74.

роятность этого, замечу, что у родственного семейства Marantaceae тычинки, даже плодовитые, часто лепестковидные и частью сращены. Этот взгляд на природу губы объясняет ее крупные размеры, ее форму, часто трехраздельную, и, в особенности, способ ее прикрепления к колонке, не похожий на способ прикрепления других лепестков.* Так как рудиментарные органы сильно варьируют, то мы, быть может, в состоянии объяснить этим путем ту изменчивость, которая, как сообщает мне д-р Гукер, служит характерной особенностью выростов на губе. У некоторых орхидей, имеющих шпоровидный нектарник,

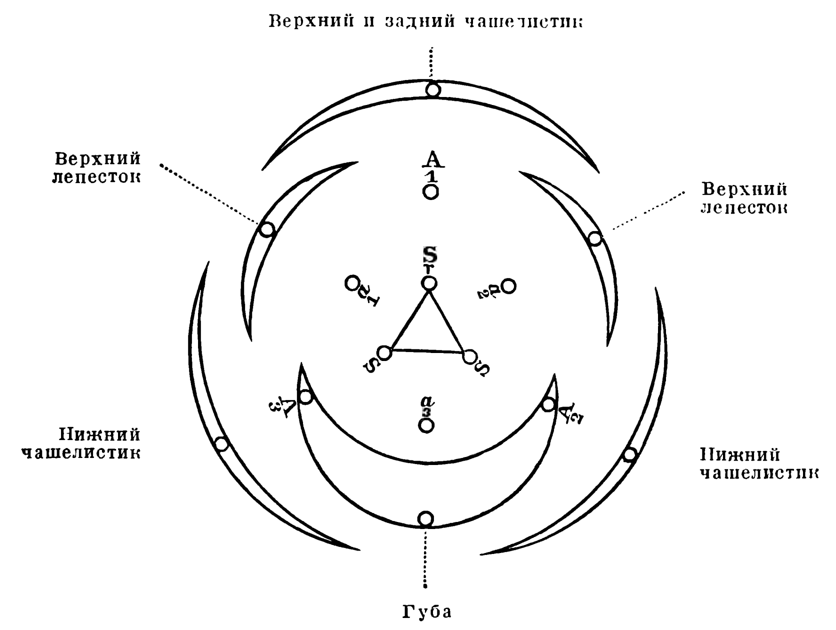


Рис. 36. Диагрвмма цветка орхидеи.

Маленькие кружки указывают положение спиральных сосудов.

S. S—рыльца, Sr — рыльце, превращенное в клювик;

A_1 — плодущий пыльник наружного круга; A_2, A_3 — пыльники того же круга, образующие вместе с нижним лепестком губу;

a_1, a_2—рудиментарные пыльники внутреннего круга (у Cypripedium плодущие), обыкновенно образующие клинандрий; a_3 —третий пыльник того же круга, образующий (если он есть налицо) переднюю сторону колонки.

обе его стороны, повидимому, образованы двумя видоизмененными тычинками. Так, например, у *Gymnadenia conopsea* (но не у *Orchis pyramidalis*) сосуды, отходящие от двух переднебоковых овариальных групп, тянутся вниз по бокам нектарника, а сосуды, принадлежащие передней непарной группе, тянутся вниз как раз посредине нектарника и затем, повернув кверху, на противоположной стороне образуют среднюю жилку губы. Повидимому, то обстоятельство, что бока нектарника образованы из двух отдельных органов, и объясняет его наклонность раздваиваться на конце, как это замечается, например, у Calanthe, *Orchis morio* и других.

* Линк делает некоторые замечания относительно способа прикрепления губы к колонке (L i n k, Bemerkungen. Bot. Zeitung, 1849, стр. 745).

Число, положение и прохождение всех спиральных сосудов, изображенных на диаграмме (рис. 36), наблюдались у некоторых Vandeae и Epidendreae.* У Malaxeae были рассмотрены все сосуды, за исключением a_3, которые весьма трудно проследить и которые, повидимому, весьма часто отсутствуют. У Cypripedeae также были прослежены все сосуды, за исключением a_3,** который, я почти уверен, здесь действи-

* Быть может, нелишним будет привести некоторые подробности относительно цветков, через которые я делал разрезы; но я обращал внимание на специальные детали, во многих случаях не заслуживающие, чтобы их приводить здесь, каково, например, прохождение сосудов в губе. Среди Vandeae я проследил все сосуды у *Catasetum tridentatum* и *saccatum*; большая группа сосудов, идущая к клювику, отделяется (как и у Mormodes) от задней овариальной группы под раздвоением сосудов, направляющихся к верхнему чашелистику и плодоносному пыльнику; передняя овариальная группа тянется некоторое время вдоль губы, но вскоре раздваивается и посылает группу сосудов (a_3) к передней части колонки. Сосуды, отходящие от задней боковой группы, идут вверх по задней стороне колонки по обе стороны сосудов, направляющихся к плодовитому пыльнику, и не доходят до краев клинандрия. У *Acropera luteola* основание колонки сильно выдается в том месте, где прикреплена губа, и сосуды всей передней овариальной группы тоже выдаются; сосуды (a_3), идущие к передней части колонки, внезапно загибаются назад; в месте изгиба сосуды оригинальным образом·затвердевают, сплющиваются и продолжаются в странные гребни и острия. У одного вида Oncidium я проследил сосуды *Sr* вплоть до липкой железы поллиния. В семействе Epidendreae я проследил все сосуды у Cattleya, у *Evelyna caravata* — все, за исключением группы a_3, которой я не исследовал. В семействе Malaxeae я проследил все группы у *Liparis pendula*,[48] за исключением a_3, которой, как я полагаю, здесь нет. У *Malaxis paludosa* я проследил почти все сосуды. У *Cypripedium barbatum* и *purpuratum* я проследил все сосуды, за исключением a_3, которых, я почти уверен, здесь не существует. В семействе Neotteae я проследил у *Cephalanthera grandiflora* все сосуды, за исключением того, который идет к недоразвитому клювику, и групп, идущих к двум ушкам, a_1 и a_3, которые, несомненно, отсутствуют. У Epipactis я проследил все сосуды, за исключением a_1, a_2 и a_3, которые, несомненно, отсутствуют. У *Spirantes autumnalis* сосуды *Sr* проходят к основанию раздвоения клювика; сосудов, идущих к перепонкам клинандрия, нет ни у этой орхидеи, ни у Goodyera. Сосуды a_1, a_2 и a_3 не встречаются ни у одного вида Ophreae. У *Orchis pyramidalis* я проследил все другие сосуды, включая те два, которые идут к двум отдельным рыльцам; у этого вида контраст между сосудами губы и других чашелистиков и лепестков поразителен, так как в последних сосуды не ветвятся, между тем как в губе находятся три боковых сосуда, без сомнения, направляющихся в переднебоковую овариальную группу. У *Gymnadenia conopsea* я проследил все сосуды; но я не уверен в том, не отклоняются ли сосуды, которыми снабжены бока верхнего чашелистика, от своего обычного направления, подобно тому, как это бывает у родственной Habenaria, и не входят ли они в заднебоковую овариальную группу; сосуды *Sr*, идущие к клювику, входят в небольшой складчатый гребень перепонки, выступающий между основаниями гнезд пыльника. Наконец, у *Habenaria chlorantha* я проследил все сосуды, за исключением (как и у других Ophreae) трех сосудов внутреннего тычиночного круга, причем я тщательно искал a_3: сосуд, принадлежащий к плодущему пыльнику, тянется по соединительной перепонке, между двумя гнездами пыльника, но не раздваивается; сосуд, идущий к клювику, тянется вплоть до закраины или порожка, находящегося под соединительной перепонкой пыльника, но не раздваивается и не достигает двух далеко отстоящих друг от друга липких дисков.

** Судя по описанию развития цветочной почки у Cypripedium, сделанному Ирмишем (Irmisch, «Beiträge zur Biologie der Orchideen», 1853, стр. 78 и 42), кажется, что здесь существует наклонность к образованию свободной нити впереди губы венчика, как и у ранее упомянутой Glossodia, и это, может быть, объясняет отсутствие спиральных сосудов, отходящих от передней овариальной группы и срастающихся с колонкой. У рода Uropedium, который Броньяр (Brogniart, «Annal. des Sc. Nat.», 3-ème série, Bot., т. XIII, стр. 114) считает очень близким к Cypripedium и даже, быть может, представляющим лишь уродливую форму этого последнего, — третий плодущий пыльник занимает то же самое положение.

тельно отсутствует: в этом семействе тычинка (A_1) представлена хорошо заметным щитовидным зачатком, а a_1 и a_2 развились в два плодущих пыльника. У Ophreae и Neotteae были прослежены все сосуды, за одним важным исключением, касающимся сосудов, принадлежащих трем тычинкам (a_1, a_2 и a_3) внутреннего круга. У *Cephalanthera grandiflora* я явственно видел сосуды a_3, отходящие от передней группы и тянущиеся вверх по передней стороне колонки. Эта аномальная орхидея не имеет клювика, и сосуды, обозначенные *Sr* на диаграмме, заметные у всех других видов, здесь совершенно отсутствовали.

Хотя два пыльника (a_1 и a_2) внутреннего круга не бывают развиты вполне и нормально ни у одного вида орхидей, за исключением Cypripedium, однако их рудименты обыкновенно существуют и нередко играют известную роль, а именно они часто образуют перепончатые бока чашевидного клинандрия на вершине колонки, заключающего внутри и защищающего пыльцевые массы. Таким образом, эти рудименты оказывают помощь своему плодущему собрату — пыльнику. В молодой цветочной почке *Malaxis paludosa* близкое сходство между двумя перепонками клинандрия и плодущим пыльником в отношении формы, текстуры и высоты, до которой доходят спиральные сосуды, было очень разительно: невозможно было сомневаться в том, что эти две перепонки представляли собой два рудиментарных пыльника. Подобным же способом были образованы клинандрии у Evelina, принадлежащей к числу Epidendreae, а равно и рожки клинандрия у Masdevallia, которые сверх того служат для того, чтобы удерживать губу в надлежащем расстоянии от колонки. У *Liparis pendula* и некоторых других видов эти два рудиментарных пыльника образуют не только клинандрий, но также и крылья, выступающие по обе стороны рыльцевой полости и служащие проводниками при введении пыльцевых масс. У Acropera и Stanhopea, насколько я мог выяснить, таким же образом были сформированы и перепончатые края колонки вплоть до самого ее основания; но в других случаях, например у Cattleya, крыловидные края колонки, повидимому, являются простыми продолжениями двух пестиков. У этого последнего рода, а равно и у Catasetum, эти же самые две рудиментарные тычинки, судя по положению сосудов, служат, главным образом, для укрепления задней стороны колонки; укрепление же передней ее стороны является единственной функцией третьей тычинки внутреннего круга (a_3) в тех случаях, в которых она была замечена. Эта третья тычинка тянется вверх посредине колонки до нижнего края или губы рыльцевой полости.

Я сказал, что у Ophreae и Neotteae спиральные сосуды внутреннего круга, обозначенные a_1, a_2 и a_3 на диаграмме, совершенно отсутствуют, хотя я старательно отыскивал их; но почти у всех представителей этих двух семейств существуют маленькие бородавочки, или, как их часто называют, ушки, занимающие как раз то положение, какое занимали бы первые два из упомянутых трех пыльников, если бы они развились. Мало того, что они занимают то же самое положение: колонка в некоторых случаях, как, например, у Cephalanthera, имеет с той и с другой стороны по выдающемуся гребню, которые тянутся от нее к основанию средних жилок двух верхних лепестков, т. е. занимают положение, свойственное нитям этих двух тычинок. Точно так же невозможно сомневаться в том, что указанные две перепонки клинандрия у Malaxis образовались из этих двух пыльников, находящихся в рудиментарном

и видоизмененном состоянии. Таким образом, можно проследить полную постепенность переходов от вполне развитого клинандрия Malaxis через клинандрии Spiranthes, Goodyera, *Epipactis latifolia* и *E. palustris* (см. рис. 16 и рис. 15) к маленьким и слегка сплющенным ушкам, встречающимся у представителей рода Orchis. Отсюда я заключаю, что эти ушки вдвойне рудиментарны, т. е. что они являются рудиментами перепончатых боков клинандрия, а эти перепонки в свою очередь — рудименты двух пыльников, о которых так часто упоминалось. Отсутствие спиральных сосудов, идущих к этим двум ушкам, ни в каком случае недостаточно для опровержения защищаемого здесь взгляда на природу этих образований, возбуждавшую много споров; что такие сосуды могут исчезнуть совершенно, доказательством служит *Cephalanthera grandiflora*, у которой клювик и его сосуды совершенно не развились.

Что касается, наконец, шести тычинок, которые должны присутствовать у каждой орхидеи, то три из них, принадлежащие к наружному кругу, всегда оказываются налицо, причем верхняя бывает плодовита (исключение — Cypripedium), а две нижние постоянно лепестковидны и образуют часть губы. Три тычинки внутреннего круга развиты менее явственно, в особенности нижняя a_3, которая, в тех случаях, когда ее присутствие удается обнаружить, служит только для укрепления колонки и лишь в некоторых редких случаях, по наблюдению Броуна, образует особый вырост или нить; два верхних пыльника этого внутреннего круга плодущи у Cypripedium, а в других случаях являются в виде или перепончатых продолжений колонки, или маленьких ушек, лишенных спиральных сосудов. Однако эти ушки иногда совершенно отсутствуют, как, например, у некоторых видов Ophrys.

С этой точки зрения на гомологии цветков у орхидей нам становятся понятны существование хорошо заметной центральной колонки, ее значительная величина, ее форма, обыкновенно трехраздельная, своеобразный способ прикрепления губы, происхождение клинандрия, относительное положение единственного плодущего пыльника у большинства родов и двух плодущих пыльников у Cypripedium, положение клювика, а равно и всех других органов и, наконец, часто встречающаяся двулопастная форма рыльца и существование в некоторых случаях двух отдельных рылец. Только в одном случае мне встретилось затруднение, а именно у Habenaria и близкого к ней рода Bonatea. Цветки у этих видов в такой необычайной мере подверглись искажению вследствие далекого отстояния друг от друга гнезд их пыльников и двух липких дисков клювика, что всякая аномалия в них представляется мало удивительной. Эта аномалия касается лишь сосудов, идущих к бокам верхнего чашелистика и двух верхних лепестков; сосуды же, идущие в их средние жилки и во все другие более важные органы, проходят по тому же самому направлению, как и у других Ophreae. Сосуды, идущие к бокам верхнего чашелистика, вместо того, чтобы соединиться с средней жилкой и войти в заднюю овариальную группу сосудов, расходятся в разные стороны и входят в задние боковые группы. Точно так же сосуды передней стороны двух верхних лепестков, вместо того, чтобы соединиться с сосудами средней жилки и войти в заднебоковые овариальные группы, расходятся или отступают от своего обычного направления и входят в переднебоковые группы.

Эта аномалия представляет то значение, что она возбуждает некоторое сомнение в верности взгляда, согласно которому губа всегда

является органом, составленным из одного лепестка и двух лепестковидных тычинок, потому что, если бы кто-нибудь предположил, что в силу какой-то неизвестной причины у какого-нибудь давнишнего предка отряда орхидей боковые сосуды нижних лепестков отклонились от своего обычного пути к переднебоковым овариальным группам и что это строение было унаследовано всеми существующими орхидеями, даже теми, которые имеют самую маленькую и самую простую губу, я мог бы дать только следующий ответ, который, однако, я считаю удовлетворительным. По аналогии с другими однодольными растениями мы можем ожидать в цветках орхидей существования в скрытом состоянии пятнадцати органов, расположенных пятью чередующимися кругами, и в этих цветках мы находим пятнадцать групп сосудов, расположенных как раз таким образом; поэтому весьма вероятно, что сосуды A_2 и A_3, идущие в бока губы, и притом не в одном или двух случаях, а у всех орхидей, которых я видел, и занимающие как раз то положение, какое бы они занимали в том случае, если бы они снабжали две нормальные тычинки,— что эти сосуды действительно представляют видоизмененные и лепестковидные тычинки, а не являются боковыми сосудами губы венчика, уклонившимися от свойственного им направления; с другой стороны, у Habenaria и Bonatea* сосуды, идущие от боков верхнего чашелистика и двух верхних лепестков и входящие в ненадлежащие овариальные группы, ни в каком случае не могут представлять какие-либо утраченные, но некогда явственные органы.

Теперь мы покончили с общими гомологиями цветков у орхидей. Интересно посмотреть на один из великолепных экзотических видов или, пожалуй, на одну из наших скромнейших форм и проследить, насколько глубоко она видоизменена по сравнению со всеми обычными цветками — с своей большой губой, образовавшейся из одного лепестка и двух лепестковидных тычинок, со своими своеобразными пыльцевыми массами, о которых будет упомянуто дальше, с своей колонкой, составленной из семи сросшихся органов, из которых только три исполняют свойственную им функцию (а именно — один пыльник и два рыльца, обыкновенно слившиеся), со своим третьим рыльцем, превратившимся в клювик и неспособным быть опыленным, и со своими тремя пыльниками, уже переставшими функционировать и служащими или для защиты пыльцы плодущего пыльника, или для укрепления колонки, или существующими в виде простых рудиментов, или, наконец, совершенно не развившимися. Какую массу видоизменений, сращений,

* У *Bonatea speciosa*, которую я исследовал только на сухих экземплярах, присланных мне доктором Гукером, сосуды, принадлежащие к бокам верхнего чашелистика, входят в заднебоковую овариальную группу сосудов, совершенно так же, как у Habenaria. Два верхних лепестка отделены до самого основания, и сосуды, принадлежащие к переднему сегменту и к передней части заднего сегмента, соединяются и затем направляются, как и у Habenaria, в переднебоковую (следовательно, в ненадлежащую) группу. Передние сегменты двух верхних лепестков срастаются с губою, вследствие чего она оказывается состоящей из пяти сегментов — факт весьма необычный. Два замечательно выдающихся вперед рыльца также срастаются с верхней поверхностью губы, а нижние чашелистики, очевидно,—с ее нижней стороной. Следовательно, разрез, проведенный через основание губы венчика, перерезает один нижний лепесток, два лепестковидных пыльника, часть двух верхних лепестков и, повидимому, два нижних чашелистика и два рыльца; в общем, разрез проходит через семь или девять органов, перерезая их целиком или отчасти. Основание губы является здесь столь же сложным органом, как колонка других орхидей.

недоразвития и изменения функций мы видим здесь! И тем не менее мы знаем, что в этой колонке и окружающих ее лепестках и чашелистиках скрыты пятнадцать групп сосудов, расположенных поочередно по три, которые, вероятно, сохранились до нашего времени вследствие того, что они развились в очень ранний период роста, прежде чем форма или самое существование какой-нибудь части цветка приобрели значение для благосостояния растения.

Можем ли мы чувствовать себя удовлетворенными, сказав, что каждый вид орхидей, как мы теперь это видим, создан по известному «идеальному типу», что всемогущий творец, наметив единый план для всего этого отряда, не отступил от него, что он, таким образом, заставил один и тот же орган исполнять различные функции, часто весьма маловажные по сравнению с той, какая ему свойственна, превратил другие органы в простые бесполезные рудименты и расположил все их таким образом, как будто бы они должны были находиться отделенными один от другого, а затем заставил их срастись? Не проще ли и не понятнее ли тот взгляд, что орхидеи всем, что они имеют общего, обязаны происхождению от какого-то однодольного растения, которое, подобно столь многим растениям того же класса, обладало пятнадцатью органами, расположенными пятью чередующимися кругами, по три в каждом, и что цветок орхидей обязан своим теперешним столь удивительно измененным строением длинному ряду медленных видоизменений, из которых сохранялось каждое изменение, полезное для растения, в течение тех непрерывных перемен, которым подвергался органический и неорганический мир?

ГЛАВА IX

ГРАДАЦИЯ ОРГАНОВ И ПР.— ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Градация органов, клювика, пыльцевых масс. — Образование каудикулы. — Генеалогическое родство. — Выделение нектара. — Механизм движения поллиниев. — Польза лепестков. — Образование семян. — Значение мелких деталей строения. — Причина большого разнообразия в строении цветков у орхидей. — Причина совершенства приспособлений. — Общие выводы касательно содействия насекомых. — Природа не терпит непрерывного самооплодотворения.

Эта глава будет посвящена обсуждению различных вопросов смешанного характера, которое было бы неудобно включить в другие главы.

О градации некоторых органов.— Клювик, поллинии, губа венчика и в меньшей степени колонка представляют собою самые замечательные части в строении орхидей. Образование колонки и губы посредством сращения и частичного исчезновения различных органов уже обсуждалось в предыдущей главе. Что касается клювика, то ни в какой другой группе растений не существует подобного органа. Если бы гомологии орхидей не были выяснены довольно хорошо, то те, кто верит в отдельное творение каждого организма, могли бы указать на клювик, как на отличный пример совершенно нового органа, который был специально сотворен и который не мог развиться путем медленных последовательных видоизменений из какой-нибудь раньше существовавшей части. Но, как это уже давно было замечено Робертом Броуном, клювик — не новый орган. Рассматривая две группы спиральных сосудов (рис. 36), тянущихся от основания средних жилок двух нижних чашелистиков к двум нижним рыльцам, иногда совершенно раздельным, и затем третью группу сосудов, тянущихся от основания средней жилки верхнего чашелистика к клювику, занимающему как раз положение третьего рыльца, невозможно сомневаться в том, что эти органы гомологичны по своей природе. Существуют все основания думать, что это верхнее рыльце целиком, а не отчасти только, превратилось в клювик, потому что известно много примеров существования двух рылец, но ни одного случая присутствия трех рыльцевых поверхностей у тех орхидей, которые имеют клювик. С другой стороны, у Cypripedium и Apostasia (последняя также причисляется Броуном к орхидеям, которые лишены клювика) рыльцевая поверхность трехраздельная.

Так как мы знаем только растения, живущие в настоящее время, то невозможно проследить все те переходы, через которые прошло

верхнее рыльце, превращаясь в клювик; но посмотрим, какие существуют указания на то, что подобное изменение совершилось. Что касается функции, то изменение не было столь велико, как это кажется сначала. Функция клювика заключается в выделении липкого вещества; вместе с тем он утратил способность пробуравливаться пыльцевыми трубочками. Рыльца орхидей, равно как и большинства других растений, выделяют липкое вещество, назначение которого заключается в том, чтобы удерживать пыльцу, когда она переносится на них каким бы то ни было образом, и вызывать рост пыльцевых трубок. Если мы теперь посмотрим на один из простейших клювиков, например у Cattleya или у Epidendrum, то мы увидим толстый слой липкого вещества, не отличающийся резко от липкой поверхности двух сросшихся рылец: его назначение — просто прикреплять к удаляющемуся насекомому пыльцевые массы, которые вследствие этого вытаскиваются из пыльника и переносятся на другой цветок, где они задерживаются почти столь же липкой поверхностью рыльца. Таким образом, назначение клювика попрежнему заключается в том, чтобы задерживать пыльцевые массы, только косвенно, посредством прикрепления их к телу насекомого.

Липкое вещество клювика и липкое вещество рыльца, повидимому, почти одинаковы по своей природе; первое обыкновенно обладает своеобразным свойством быстро высыхать и твердеть; второе, если его удалить с растения, высыхает, повидимому, быстрее, чем водный раствор клея приблизительно такой же густоты и липкости. Эта наклонность к высыханию представляется тем более замечательной, что, по наблюдениям Гертнера,* капли жидкости, выделяемой рыльцем у Nicotiana, не засыхают в течение двух месяцев. У многих орхидей липкое вещество клювика, выставленное на открытый воздух, замечательно быстро меняет свой цвет, становясь буровато-пурпуровым. Подобное же, но более медленное изменение цвета я замечал и на липком выделении рылец некоторых орхидей, например у *Cephalanthera grandiflora*. Бауэр и Броун наблюдали, что если липкий диск какой-нибудь орхидеи положить в воду, то из него начинают выталкиваться весьма своеобразным образом и с большой силой какие-то мельчайшие частички; как раз тот же факт я наблюдал в слое липкого вещества, покрывающего рыльцевые сосочки в еще не раскрывшемся цветке *Mormodes ignea*.

Для сравнения микроскопического строения клювика и рыльца я исследовал молодые цветочные почки у *Epidendrum cochleatum* и *floribundum*, имеющих в зрелом состоянии простой клювик; задние части обоих органов были совершенно схожи. Клювик на этой ранней стадии целиком состоял из массы почти шаровидных клеточек, содержащих шарики буроватого вещества, которые, разжижаясь, превращаются в липкую жидкость. Рыльце было покрыто более тонким слоем подобных же клеточек, а под ними находились прилипающие друг к другу веретеновидные трубки (utriculi). Эти последние, как полагают, имеют отношение к внедрению пыльцевых трубочек, и отсутствие их в клювике, вероятно, объясняется тем, что он не пробуравливается пыльцевыми трубочками. Если строение клювика и рыльца таково, как здесь описано, то единственное различие между ними состоит

* Gärtner, «Beiträge zur Kenntniss der Befruchtung», 1844, стр. 236.

в том, что слой клеточек, отделяющих липкое вещество, толще в клювике, чем в рыльце, и что в первом исчезли веретеновидные трубки. Поэтому не существует никакого серьезного затруднения, которое мешало бы нам предположить, что верхнее рыльце в то время, когда оно до некоторой степени было восприимчивым, т. е. было способно пробуравливаться пыльцевыми трубочками, могло постепенно приобрести способность к выделению большего количества липкого вещества, утрачивая одновременно с этим свою способность к восприятию пыльцы, и что насекомые, пачкаясь этим липким веществом, более успешно удаляли пыльцевые массы и переносили их на рыльце других цветков. В этом случае должен был образоваться зачаточный клювик.

У различных триб клювик представляет замечательную степень разнообразия в строении, но большинство этих различий может быть связано между собою без очень больших перерывов. Одно из самых поразительных различий заключается в том, что липкими делаются или вся передняя поверхность на известную глубину, или только внутренние части, и в этом последнем случае поверхность остается, как у Orchis, перепончатой. Но эти два состояния переходят одно в другое так постепенно, что едва ли возможно провести между ними пограничную линию: так, например, у Epipactis внешняя поверхность претерпевает сильные изменения по сравнению со своим первоначальным клеточным состоянием, превращаясь в очень упругую и нежную перепонку, которая сама по себе слегка липка и легко пропускает лежащее под ней липкое вещество, и однако она действует, как перепонка, и ее внутренняя поверхность покрыта более липким веществом. У *Habenaria chlorantha* наружная поверхность весьма липкая, но все еще очень похожа под микроскопом на наружную перепонку у Epipactis. Наконец, у некоторых видов Oncidium и других липкая наружная поверхность отличается от нижележащего липкого слоя только цветом, поскольку дело касается ее внешнего вида при рассматривании в микроскоп; но между ними должно быть какое-нибудь существенное различие, так как я заметил, что липкое вещество остается клейким, пока этот очень тонкий наружный слой остается неприкосновенным, но затвердевает очень быстро после того, как он бывает потревожен. Эти постепенные переходы между различными состояниями поверхности клювика не представляют ничего удивительного, потому что в цветочной почке она всегда имеет клеточное строение, так что дело идет только о более или менее совершенном сохранении первоначального состояния.

Природа липкого вещества представляет замечательные различия у разных орхидей: у Listera оно затвердевает почти моментально, более быстро, чем гипс. У Malaxis и Angraecum оно остается жидким в течение нескольких дней, но между этими двумя состояниями наблюдаются многочисленные переходы. У одного вида Oncidium я наблюдал липкое вещество, засыхавшее через полторы минуты; у некоторых видов Orchis — в две-три минуты; у Epipactis — в десять минут; у Gymnadenia — в два часа, а у Habenaria — более чем через двадцать четыре часа. Когда липкое вещество у Listera затвердевало, то ни вода, ни слабый винный спирт не оказывали на него никакого действия; между тем у *Habenaria bifolia*, подвергнутое высушиванию в течение нескольких месяцев, оно после смачивания опять становилось не менее липким, чем оно было когда-либо раньше. У некоторых видов Orchis липкое вещество после смачивания представляло промежуточные свойства.

Одно из важнейших различий в состоянии клювика заключается в том, бывают ли поллинии постоянно прикреплены к нему, или нет. Я не буду касаться тех случаев, когда верхняя поверхность клювика липка, как это, например, замечается у Malaxis и некоторых видов Epidendrum, и просто пристает к пыльцевым массам, потому что эти случаи не представляют никакой трудности. Но я упомяну о так называемом прирожденном прикреплении поллиниев к клювику или липкому диску посредством каудикул. Впрочем не вполне правильно говорить о прирожденном прикреплении, потому что поллинии всегда свободны на ранних стадиях и лишь впоследствии становятся прикрепленными — у одних орхидей раньше, у других — позже. В настоящее время нам неизвестны действительные переходные стадии в этом процессе прикрепления, но можно показать, что он зависит от очень простых условий и изменений. У Epidendreae поллинии состоят из комочка восковидной пыльцы с длинной каудикулой (образованной из эластических нитей, к которым прикреплены пыльцевые зерна), которая никогда не прикрепляется сама собою к клювику. С другой стороны, у некоторых из Vandeae, например, у *Cymbidium giganteum*, каудикулы прирожденным образом (в вышеупомянутом смысле) прикреплены к пыльцевым массам; но их строение такое же, как и у Epidendreae, с тем лишь единственным различием, что концы эластических нитей прикреплены к верхней губе клювика, а не просто лежат на ней.

Я изучил развитие каудикул у одной формы, близкой к Cymbidium, а именно у *Oncidium unguiculatum*.[49] Первоначально пыльцевые массы заключены в перепончатых гнездах [пыльников], которые скоро разрываются в одном месте. На этой ранней стадии внутри щели каждой пыльцевой массы можно заметить слой очень крупных клеточек, заключающих весьма непрозрачное вещество. Можно проследить, как оно постепенно превращается в слегка прозрачное вещество, образующее нити каудикул. По мере того, как это изменение идет дальше, сами клеточки исчезают. Наконец, нити одним концом прикрепляются к восковидным пыльцевым массам, а другим просовываются сквозь маленькое отверстие в перепончатом гнезде [пыльника], находящемся еще в полуразвитом состоянии, и прикрепляются к клювику, к которому прижат пыльник. Таким образом, прилипание каудикул к спинке клювика, повидимому, зависит только от того, что гнездо пыльника рано разрывается, и каудикулы слегка высовываются из него раньше, чем они успевают вполне развиться и отвердеть.

У всех этих орхидей насекомые, удаляя поллинии, удаляют и часть клювика, так как липкое вещество, в сущности, есть часть клювика в видоизмененном состоянии, хотя о нем и говорят ради удобства, как о выделении. Но у тех видов, у которых каудикулы рано прикрепляются к клювику, удаляется также и перепончатый твердый участок его наружной поверхности в неизмененном состоянии. У Vandeae этот участок иногда имеет значительную величину (он образует диск и ножку поллиния) и придает их поллиниям те замечательные свойства, которыми они обладают. Но различия в форме и величине удаляемых участков клювика могут быть прекрасно связаны переходами, даже в одной только трибе Vandeae; еще теснее будет связь, если начать с Orchis, у которого каудикула прикреплена к очень маленькому, овальному кусочку перепонки, и переходить от него к *Habenaria bifolia*, к *Habenaria chlorantha*

с ее барабанообразной ножкой, а от нее через многие [промежуточные] формы к роду Catasetum с его большим диском и ножкой.

Во всех случаях, когда вместе с каудикулами пыльцевых масс удаляется и часть наружной поверхности клювика, образуются определенные и часто сложные разъединительные линии, благодаря которым удаляемые участки легко отделяются. Но образование этих разъединительных линий не очень отличается от процесса, посредством которого известные участки наружной поверхности клювика приобретают те промежуточные свойства между свойствами неизмененной перепонки и липкого вещества, о которых мы уже упоминали. Фактически отделение участков клювика во многих случаях зависит от раздражения, вызываемого прикосновением, но как в этом случае действует прикосновение, в настоящее время представляется необъяснимым. Подобная же чувствительность рыльца при прикосновении (а клювик, как мы знаем, есть видоизмененное рыльце), а, пожалуй, и почти всякой другой части, отнюдь не может считаться редким качеством у растений.

У Listera и Neottia при всяком прикосновении, — даже человеческого волоса, — к клювику происходит разрыв в двух точках и моментальное выделение липкого вещества из полостей, в которых оно содержится. Здесь мы имеем случай, к которому пока еще неизвестно переходов. Но д-р Гукер показал, что клювик здесь первоначально имеет клеточное строение и что липкое вещество развивается внутри этих клеточек, как и у других орхидей.

Последнее различие в состоянии клювика у различных орхидей, о котором я упомянул, заключается в существовании у многих Ophreae двух далеко отстоящих друг от друга липких дисков, иногда заключенных в двух отдельных кармашках. С первого взгляда кажется, что у этих растений имеются два клювика; но здесь находится всегда одна только срединная группа спиральных сосудов. У Vandeae мы можем видеть, каким образом единственный липкий диск и единственная ножка могли разделиться надвое: так, у некоторых видов Stanhopea сердцевидный диск обнаруживает следы наклонности к делению, а у Angraecum мы имеем два отдельных диска и две ножки, расположенных вплотную одна подле другой или лишь очень мало удаленных друг от друга.

Можно было бы подумать, что подобные же переходы от одиночного клювика к такому его состоянию, в котором он представляется в виде двух отдельных клювиков, были показаны еще явственнее у Ophreae, потому что у них мы имеем следующий ряд: у *Orchis pyramidalis* — один диск, заключенный в один кармашек, у Aceras — два диска, соприкасающихся и оказывающих влияние на форму друг друга, но в действительности несоединенных; у *Orchis latifolia* и *maculata* — два совершенно отдельных диска, но еще в одном кармашке, обнаруживающем ясные следы деления; наконец, у Ophrys — два совершенно отдельных кармашка, заключающих, само собою разумеется, два вполне отдельных диска. Но этот ряд не указывает нам первоначальных стадий, которые должен был пройти один непарный клювик прежде, чем он разделился на два отдельных органа; напротив, он показывает, как клювик, разделившись на два органа в очень давние времена, теперь во многих случаях соединился в один орган.

Это заключение основано на свойствах маленького срединного гребня, находящегося между основаниями двух гнезд пыльника и иногда

называемого отростком клювика (см. рис. 1, B и D, стр. 85). В обоих отделах Ophreae, т. е. и у видов, имеющих голые диски, и у тех, у которых они заключены в кармашки, этот срединный гребень, или отросток, появляется во всех случаях, когда два диска оказываются тесно прилегающими друг к другу.* С другой стороны, когда два диска отстоят далеко друг от друга, вершина клювика между ними бывает гладкая или почти гладкая. У *Peristylis viridis* образующая навес вершина клювика изогнута в виде кровли дома, и здесь мы имеем первую стадию образования складчатого гребня. Однако у *Herminium monorchis*, имеющего два отдельных и крупных диска, находится гребень, или массивная пластинка, гораздо более явственно развитая, чем можно было бы ожидать. У *Gymnadenia conopsea*, *Orchis maculata* и других гребень представляет собой колпачок из тонкой перепонки. У *Orchis mascula* бока колпачка частью сращены, а у *Orchis pyramidalis* и у Aceras он превратился в массивный гребень. Эти факты понятны только с той точки зрения, что по мере того, как два диска постепенно сближались друг с другом в течение длинного ряда поколений, промежуточный участок, или вершина клювика, все более и более выгибался дугой, пока не образовался складчатый гребень, превратившийся, наконец, в массивную пластинку.

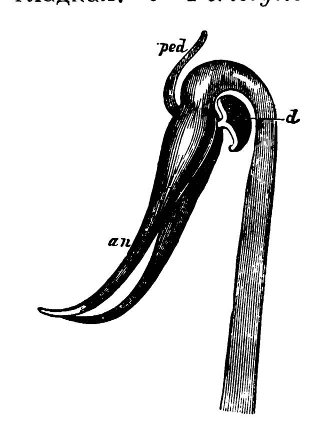


Рис. 37. Клювик Catasetum. *an* — щупальца клювика, *d* — липкий диск, *ped*—ножка клювика, к которой прикреплены пыльцевые массы.

Будем ли мы сравнивать состояние клювика у различных триб орхидей или же клювик с пестиком и рыльцем обыкновенного цветка, различия поразительно велики. Простой пестик состоит из цилиндра, заканчивающегося наверху маленькой липкой поверхностью. Теперь посмотрим, какой контраст представляет клювик у Catasetum, если его отделить от всех остальных элементов колонки. Прилагаемый рисунок может считаться приблизительно точным, так как я проследил все сосуды у этой орхидеи. Весь этот орган утратил свою нормальную функцию, т. е. способность опыляться. Его форма до крайности своеобразна: верхний конец утолщен, изогнут и продолжается в виде двух заостряющихся и чувствительных щупальцев, пустых внутри наподобие ядовитых зубов змеи. Позади и между основаниями этих щупальцев мы видим крупный и липкий диск, прикрепленный к ножке. Эта последняя по своему строению отличается от лежащего под ней участка клювика и отделена от него слоем гиалиновой ткани, которая сама собою растворяется при созревании цветка. Диск, прикрепленный к окружающим частям посредством перепонки, которая немедленно разрывается, если раздражать ее прикосновением, состоит из крепкой верхней ткани, под которой лежит эластическая подушечка, выстланная снизу липким веществом, а это последнее, в свою очередь, покрыто у большинства

* Профессор Бабингтон (Babington, «Manual of British Botany», 3-е издание) пользуется этим «клювиковым отростком» как признаком, на основании которого можно отделить Orchis, Gymnadenia и Aceras от других родов Ophreae. Группа спиральных сосудов, собственно принадлежащих клювику, направляется к основанию этого гребня или отростка и даже входит в него.

орхидей пленкой, обладающей иными свойствами. Какую степень специализации частей видим мы здесь! И однако у тех сравнительно немногих орхидей, которые описаны в этой книге, были указаны столь многочисленные и столь явственно выраженные постепенные переходы в строении клювика и столь явственные обстоятельства, облегчающие превращение верхней части столбика в этот орган, что мы можем быть уверены в следующем: если бы мы могли увидеть все виды орхидей, которые когда-либо существовали на земном шаре, то все перерывы существующей цепи и все перерывы исчезнувших цепей оказались бы заполненными рядом нечувствительных переходов.

Теперь мы переходим ко второй крупной особенности орхидей, а именно к их поллиниям. Пыльник раскрывается рано и часто складывает обнаженные массы пыльцы на спинку клювика. Этот акт находит свой первообраз у канны (Canna),— представителя семейства, близко родственного орхидеям,— у которой пыльца складывается на пестик под самым рыльцем. Состояние пыльцы бывает весьма различно: у Cypripedium и Vanilla отдельные зернышки погружены в клейкую жидкость. У всех других орхидей, которые я видел (за исключением деградирующего рода Cephalanthera), зернышки соединены по три или по четыре.* Эти составные зерна связаны друг с другом эластическими нитями, но часто они образуют пакетики, соединенные друг с другом подобным же образом, или же бывают соединены в так называемые восковидные массы. У Epidendreae и Vandeae наблюдается постепенный переход этих восковидных масс от восьми к четырем, к двум и, наконец, вследствие слипания этих двух — к одной массе. У некоторых Epidendreae мы имеем в одном и том же пыльнике оба рода пыльцы, а именно—крупные восковидные массы и каудикулы, образованные из эластических нитей с многочисленными приставшими к ним составными зернами.

Мне никак не удается выяснить, каким образом соединена пыльца в восковидные массы. Если их положить в воду на три или четыре дня, то составные зерна легко отделяются одно от другого, но четыре зернышка, из которых составлено каждое из них, попрежнему остаются прочно соединенными друг с другом, так что способ соединения в обоих случаях должен быть различен. Эластические нити, посредством которых пакетики пыльцы связаны друг с другом у Ophreae и которые

* Во многих случаях я наблюдал четыре трубочки, выпущенные четырьмя зернами, которые образуют одно составное зерно. В некоторых полууродливых цветках *Malaxis paludosa* и *Aceras anthropophora* и вполне развитых цветках *Neottia nidus-avis* я наблюдал трубочки, выпущенные пыльцевыми зернами еще в то время, когда они находились внутри пыльника и не соприкасались с рыльцем. Я счел это достойным упоминания ввиду того, что Р. Броун (R. Brown, «Linn. Transact.», т. XVI, стр. 729) сообщает, повидимому с некоторым изумлением, что в одном увядшем цветке Asclepias пыльцевые трубочки были выпущены пыльцой, которая находилась внутри пыльника. Эти случаи показывают, что вырастающие трубочки, по крайней мере сначала, образуются исключительно за счет содержимого пыльцевых зерен.

Раз уж я упомянул об уродливых цветках Aceras, прибавлю, что я наблюдал несколько таких цветков (всегда самых нижних в колосе), у которых губа была едва развита и плотно прижата к рыльцу. Клювик был неразвит, так что поллинии не имели липких дисков; но самая любопытная особенность заключалась в том, что два гнезда пыльника, очевидно вследствие положения рудиментарной губы, оказались далеко отстоящими друг от друга и были связаны соединительной перепонкой почти столь же широкой, как у *Habenaria chlorantha*!

тянутся далеко внутрь восковидных масс у Vandeae, также отличаются по своей природе от склеивающего вещества, потому что на нити оказывают действие хлороформ и продолжительное погружение в винный спирт, между тем как эти жидкости не оказывают никакого особенного влияния на связность восковидных масс. У некоторых Epidendreae и Vandeae наружные зерна пыльцевых масс отличаются от внутренних тем, что они крупнее и имеют более желтые и гораздо более толстые стенки. Таким образом, в содержимом одного только гнезда пыльников мы видим поразительную степень дифференцировки пыльцы, а именно — зерна, соединенные по четыре и затем связанные друг с другом посредством нитей или склеенные в сплошные массы, в которых наружные зерна отличаются от внутренних.

У Vandeae каудикула, состоящая из тонких соединенных друг с другом нитей, развивается из полужидкого содержимого одного слоя клеточек. Так как я нашел, что хлороформ производит своеобразное энергичное действие на каудикулы всех орхидей, равно как и на клейкое вещество, которое обволакивает пыльцевые зерна у Cypripedium и может быть вытягиваемо в нити, то мы можем предположить, что у этого последнего рода, наименее дифференцированного по своему строению из всех орхидей, мы видим первоначальное состояние эластических нитей, посредством которых связываются друг с другом пыльцевые зерна у других более высоко развитых видов.*

Каудикула, когда она хорошо развита и когда на ней нет пыльцевых зерен, представляет собою самую поразительную из многочисленных особенностей, представляемых поллиниями. Мы видим ее в зачинающемся состоянии у некоторых Neotteae, в особенности у Goodyera, где она едва выступает за пределы пыльцевой массы, причем ее нити лишь отчасти соединены друг с другом. Если следить у Vandeae за постепенными переходами в состоянии каудикулы, начиная с обычного обнаженного ее состояния и переходя далее через род Lycaste, у которого она почти обнажена и через Calanthe к виду *Cimbidium giganteum*, у которого она покрыта пыльцевыми зернами, то представляется вероятным, что ее обычное состояние получилось путем видоизменения поллиния, подобного поллиниям какого-нибудь из Epidendreae, а именно путем исчезновения пыльцевых зерен, первоначально прикрепленных к отдельным эластическим нитям, и последующего соединения этих нитей.

* Огюст де Сент-Илер (Auguste de Saint Hilaire, «Leçons de Botanique» etc., 1841, стр. 447) говорит, что в молодых цветочных почках, в которых пыльцевые зерна уже частично сформировались, эластические нити существуют в виде густой жидкости, вроде сливок. Он прибавляет, что его наблюдения над *Ophrys apifera* показали ему, что эта жидкость выделяется клювиком и медленно, капля по капле, продавливается внутрь пыльника. Если бы это сообщение было сделано не таким выдающимся авторитетом, я бы не упомянул о нем: оно, несомненно, ошибочно. Я вскрывал пыльник в почках *Epipactis latifolia* в то время, когда он еще был вполне закрыт и не соприкасался с клювиком, и находил, что пыльцевые зерна уже были соединены эластическими нитями. У *Cephalanthera grandiflora* совсем нет клювика, который бы мог выделять упомянутую жидкость, и однако пыльцевые зерна соединены указанным образом. У одного уродливого экземпляра *Orchis pyramidalis* ушки, или рудиментарные пыльники, находящиеся по обе стороны настоящего пыльника, отчасти развились и находились совершенно в стороне от клювика и рыльца; и, однако, в одном из этих ушек я нашел явственно заметную каудикулу (у которой по необходимости не было диска на конце), а эта каудикула никак не могла быть выделена клювиком или рыльцем. Я мог бы привести еще и другие доказательства, но они были бы излишни.

У Ophreae мы имеем лучшее, чем указанная градация, доказательство того, что их длинные, крепкие и обнаженные каудикулы развились, отчасти по крайней мере, путем исчезновения большого числа нижних пыльцевых зерен и путем слипания эластических нитей, посредством которых были связаны эти зерна. У некоторых видов я часто наблюдал, что посредине этих просвечивающих каудикул имеется мутное пятнышко, и, тщательно вскрыв несколько каудикул у *Orchis pyramidalis*, я нашел в их центре, как раз на полпути между пакетиками пыльцы и липким диском, многочисленные пыльцевые зерна (состоящие по обыкновению из четырех зернышек, соединенных вместе), лежавшие совершенно свободно. Так как эти зерна были заложены внутри каудикулы, то они ни в каком случае не могли быть оставлены на рыльце цветка и были совершенно бесполезны. Те, кто может убедить себя в том, что бесполезные органы были созданы нарочно, сочтут этот факт маловажным. Напротив, те, кто верит в медленное видоизменение органических существ, нисколько не будут удивлены тем, что эти изменения не всегда осуществлялись в совершенстве; что одновременно с многочисленными унаследованными стадиями исчезновения нижних пыльцевых зерен и слипания эластических нитей, и после того, могла существовать попрежнему наклонность к образованию немногих зерен там, где они первоначально развивались, и что вследствие этого зерна могли оказаться опутанными нитями каудикулы, после того как эти последние соединялись друг с другом. Существование мутного пятнышка, образованного свободно лежащими пыльцевыми зернами, внутри каудикул *Orchis pyramidalis*, они будут рассматривать как надежное доказательство того, что какой-то давний предок этого растения имел пыльцевые массы, подобные пыльцевым массам Epipactis и Goodyera, и что зерна исчезали мало-помалу на нижних частях, причем эластические нити обнажались и становились способными, слипаясь, образовывать настоящие каудикулы.

Так как каудикула играет важную роль в опылении цветка, то она могла развиться до какой угодно длины из каудикулы, находящейся в зачинающемся состоянии, — из такой, например, какую мы наблюдаем у Epipactis,— просто путем непрерывного сохранения всех приростов в длину, которые были выгодны по отношению к другим изменениям в устройстве цветка, а не путем исчезновения нижних пыльцевых зерен. Но на основании только что приведенных фактов мы можем заключить, что этот способ не был единственным, что каудикула в большой мере обязана своей длиной подобному исчезновению пыльцы. Однако весьма вероятно, что в некоторых случаях ее длина потом сильно возросла под влиянием естественного отбора; так, например, у *Bonatea speciosa* каудикула в ее настоящем виде более чем втрое длиннее удлиненных пыльцевых масс, и весьма невероятно, чтобы когда-либо существовала такая длинная масса зерен, слегка соединенных между собой эластическими нитями, потому что насекомое не могло бы благополучно перенести массу такой длины и формы и сложить ее на рыльце другого цветка.

До сих пор мы рассматривали постепенные переходы между состояниями одного и того же органа. Для человека, обладающего бо̀льшими сведениями, чем я, было бы интересно проследить переходы между различными видами и группами видов в этом большом и тесно сплоченном

отряде; но, чтобы получить полную постепенность, потребовалось бы снова вернуть к жизни все вымершие формы, которые когда-либо существовали по всем нисходящим линиям, сходящимся к общему прародителю этой группы. Отсутствию этих форм и возникающим отсюда обширным пробелам в этом ряде мы обязаны тем, что можем подразделить существующие виды на группы, поддающиеся определению, каковы роды, семейства и трибы. Если бы исчезновение форм не происходило, то в развитии видов все же наблюдались бы крупные линии или ветви; так, например, Vandeae были бы отличимы в качестве крупной группы от крупной группы Ophreae, но древние и промежуточные формы, вероятно весьма сильно отличавшиеся от своих нынешних потомков, создали бы полную невозможность отделить явственными чертами одну от другой эти большие группы.

Я позволю себе сделать еще несколько замечаний. Cypripedium, со своими тремя развитыми рыльцами, а потому без клювика, со своими двумя плодущими пыльниками и крупным рудиментом третьего, а равно и по состоянию своей пыльцы, представляется остатком этого отряда [орхидей], когда он находился в более простом и «обобщенном» состоянии. Apostasia — близко стоящий род, причисляемый Броуном к Orchideae, а Линдли к особому небольшому семейству. Эти разорванные группы не указывают нам строения общей прародительской формы всех Orchideae, но они служат указанием на вероятное состояние этого отряда в древние времена, когда ни одна из форм не обособилась столь сильно от других форм и от других растений, как ныне существующие орхидеи, в особенности Vandeae и Ophreae, и когда, следовательно, этот отряд по всем своим признакам больше приближался, чем в настоящее время, к таким родственным ему группам, как, например, Marantaceae.

Что касается других орхидей, то мы можем видеть, что какая-нибудь древняя форма, вроде одного из представителей подтрибы Pleurothallideae, из которых некоторые имеют восковидные пыльцевые массы с маленькой каудикулой, могла бы путем полного исчезновения каудикулы дать начало Dendrobidae, а путем ее увеличения — Epidendreae. Cymbidium показывает нам, как просто могла бы видоизмениться форма, подобная одной из наших современных Epidendreae, в одну из форм Vandeae. Neotteae находятся почти в таком же отношении к высшим Ophreae, в каком Epidendreae к высшим Vandeae. У некоторых родов Neotteae мы имеем составные пыльцевые зерна, склеенные в пакетики и связанные друг с другом эластическими нитями, которые высовываются наружу и, таким способом, образуют зачаточную каудикулу; но эта каудикула у Neotteae не высовывается из нижнего конца поллиния, как у Ophreae, и не всегда выступает на самом верхнем его конце, но иногда и на промежуточном уровне, так что переход в этом отношении далеко не невозможен. У Spiranthes удаляется только спинка клювика, выстланная липким веществом, передняя же его часть перепончатая и разрывается подобно кармашкообразному клювику Ophreae. Какая-нибудь древняя форма, соединявшая в себе — только в менее развитом состоянии — большую часть признаков Goodyera, Epipactis и Spiranthes (все они входят в состав Neotteae), могла бы путем дальнейших небольших изменений дать происхождение трибе Ophreae.

В естествознании едва ли существует вопрос, который был бы более неопределенным и на который труднее было бы ответить, чем на вопрос

о том, какие формы следует считать высшими в той или другой обширной группе,* потому что все они хорошо приспособлены к условиям своего существования.

Если мы будем рассматривать последовательные видоизменения [орхидей], пользуясь, как мерилом для сравнения, дифференцировкой частей и стоящей в зависимости от нее сложностью строения, то высшее положение среди орхидей займут Ophreae и Vandeae. Если мы придадим большее значение величине и красоте цветка и размерам всего растения, в таком случае преимущество принадлежит Vandeae, которые к тому же имеют гораздо более сложные поллинии, и число их пыльцевых масс часто сведено к двум. С другой стороны, клювик, по сравнению со своим первоначальным рыльцевым состоянием, повидимому, более видоизменен у Ophreae, чем у Vandeae. У Ophreae тычинки внутреннего круга почти совершенно уничтожились: сохранились только ушковидные придатки, представляющие собою лишь рудименты рудиментов, да и те иногда утрачены. Следовательно, эти тычинки подверглись крайнему упрощению. Но можно ли считать это признаком высокого положения? Я склонен сомневаться, чтобы какой-либо представитель всего отряда орхидей подвергался более глубокому видоизменению всего своего строения, чем *Bonatea speciosa*, принадлежащая к Ophreae. С другой стороны, ничего не может быть совершеннее, чем приспособления к опылению у *Orchis pyramidalis*, принадлежащего к той же трибе; и однако, какое-то неопределенное чувство подсказывает мне, что высшее место должно быть отведено роскошным Vandeae, а когда в этом семействе мы рассматриваем тщательно устроенный механизм для выбрасывания и переноса поллиниев у Catasetum, у которого чувствительный клювик столь чудесно видоизменен, а цветы различного пола помещены на разных растениях, то, быть может, мы согласимся отдать пальму первенства этому роду.

Выделение нектара

Многие орхидеи, как принадлежащие к нашим местным видам, так и экзотические виды, культивируемые в наших теплицах, выделяют обильное количество нектара. Я находил роговидные нектарники у Aerides наполненными этой жидкостью, а м-р Роджерс из Севенокса сообщил мне, что он вынимал из нектарника *Aerides cornutum* кристаллы сахара значительной величины. Выделяющие нектар органы представляются весьма разнообразными по строению и положению у различных родов орхидей, но почти всегда бывают расположены близ основания губы. Однако у Disa нектар выделяется только задним чашелистиком, а у Disperis двумя боковыми чашелистиками и губою венчика. У *Dendrobium chrisanthum* нектарник представляется в виде неглубокого блюда; у Evelyna он состоит из двух крупных клеточек-шаров, соединенных между собою, а у *Bolbophyllum cupreum* — из срединной бороздки. У Cattleya нектарник пронизывает завязь. У *Angraecum sesquipedale* он достигает поразительной длины, свыше одиннадцати дюймов; но мне нет нужды входить в дальнейшие подробности. Однако должно напомнить

* Наиболее подробное и удачное обсуждение этого трудного вопроса сделано профессором Г. Г. Бронном (H. G. Bronn) в его «Entwickelungs-Gesetze der Organischen Welt», 1858.

о следующем факте: у Coryanthes железки, отделяющие нектар, выделяют большое количество почти чистой воды, которая каплет в ведро, образованное дистальной частью губы венчика; это отделение служит для того, чтобы мешать пчелам, которые прилетают обгладывать поверхность губы, улетать прочь, и таким образом принудить их выбираться через особый проход.

Хотя отделение нектара представляет величайшую важность для орхидей, как средство для привлечения насекомых, без которых не может обходиться опыление большинства видов, однако можно указать веские основания, заставляющие предполагать, что нектар первоначально отделялся растениями с целью освободиться от излишних веществ во время химических изменений, происходящих в их тканях, в особенности при солнечном свете.* Было замечено, что прицветники некоторых орхидей выделяют нектар,** а это не может принести никакой пользы их опылению. Фриц Мюллер сообщает мне, что он видел подобное выделение из прицветников у одного вида Oncidium на его бразильской родине, а равно и из прицветников и из наружной стороны верхнего чашелистика у одного вида Notylia. М-р Роджерс наблюдал подобное же обильное выделение из основания цветоножек у Vanilla. Колонка Acropera и Gongora, как было указано раньше, тоже выделяет нектар, но лишь после того, как цветки были опылены и когда, следовательно, подобное выделение не может принести никакой пользы в смысле привлечения насекомых. Что вещество, выделяемое с целью освобождения организма от излишних и вредных веществ, утилизируется для весьма полезных целей, — это вполне согласуется с планом природы, созданным естественным отбором.[50] В качестве примера, представляющего резкий контраст с занимающим нас предметом, укажем на личинок некоторых жуков (Cassidae и пр.), которые пользуются собственным пометом для того, чтбы построить нечто вроде зонтика, служащего для защиты их нежных телец.

Напомним, что в первой главе были приведены доказательства того, что у некоторых видов Orchis нектар никогда не находится внутри шпоровидных нектарников и что различные виды насекомых пробуравливают своими хоботками нежный внутренний покров и сосут жидкость, содержащуюся в межклеточных пространствах. Это заключение было подтверждено Германом Мюллером, и, сверх того, я показал, что даже чешуекрылые (Lepidoptera) в состоянии пробуравливать другие, более жесткие, ткани. Тот факт, что у всех британских видов, у которых нектарник не содержит свободного нектара, для засыхания липкого вещества на диске поллиния требуется одна-две минуты, представляет интересный пример взаимного приспособления: для растений выгодно, чтобы насекомые при добывании нектара задерживались в течение указанного времени, будучи вынуждены прокалывать нектарник в нескольких пунктах.

С другой стороны, у всех Ophreae, у которых нектар скопляется внутри нектарника в готовом виде, диски достаточно липки для того, чтобы поллинии прикрепились к насекомым без помощи быстрого затвердевания вещества, а потому этим растениям нисколько

* Этот вопрос обстоятельно рассмотрен в моем сочинении «On the Effects of Cross- and Self-fertilisation in the Vegetable Kingdom», 1876, стр. 402. [См. этот том, стр. 580 и сл.].

** K u r r, «Ueber die Bedeutung der Nectarien», 1833, стр. 28.

не было бы выгодно задерживать на несколько минут насекомых, сосущих цветки.

Что касается культивируемых у нас экзотических орхидей, которые имеют нектарник, не содержащий свободного нектара, то, конечно, нельзя быть совершенно уверенным в том, что они не содержали бы его в условиях, более соответствующих природным. Кроме того, я не делал сравнительных наблюдений над скоростью засыхания липкого вещества дисков у экзотических форм. Тем не менее, кажется, что некоторые Vandeae находятся в таком же положении, как и наши британские виды Orchis. Так, например, *Calanthe masuca* имеет очень длинный нектарник, который у всех исследованных мною экземпляров был совершенно сух изнутри и населен покрытыми налетом насекомыми из рода Coccus, но в межклеточных промежутках между двумя покровами было много жидкости; и у этого вида липкое вещество совершенно теряло свою способность прилипать через две минуты после того, как поверхность диска была повреждена. У одного вида Oncidium диск, поврежденный подобным же образом, засыхал в течение полутора минут; у одного вида Odontoglossum — в две минуты, и ни у одной из этих орхидей свободного нектара не оказалось. С другой стороны, у *Angraecum sesquipedale*, у которого в нижнем конце нектарника скопляется свободный нектар, диск поллиния оставался весьма липким в течение сорока восьми часов после того, как он был удален из растения и его поверхность была повреждена.

Sarcanthus teretifolius представляет нам более любопытный пример. Его диск совершенно утрачивал липкость и засыхал менее чем в три минуты; поэтому можно было ожидать, что в его нектарнике совершенно не окажется жидкости, которая будет содержаться только в межклеточных пространствах. Тем не менее жидкость была и в том и в другом месте, так что здесь мы имеем оба состояния, скомбинированные в одном и том же цветке. Вероятно, что насекомые иногда будут жадно сосать свободный нектар и пренебрегать тем, который находится между обоими покровами; но я сильно подозреваю, что даже и в этом случае они будут задерживаться при высасывании свободного нектара совершенно иными средствами, так что липкое вещество успеет затвердеть. У этого растения губа венчика с своим нектарником представляется необыкновенным органом. Я хотел изобразить на рисунке ее строение, но нашел, что это столь же безнадежно, как сделать рисунок механизма сложного замка. Даже искусный Бауэр едва ли дает понятие о ее строении своими многочисленными рисунками и разрезами, сделанными в большом масштабе. Проход в нектарник до того сложен, что мне, несмотря на неоднократные попытки, не удалось просунуть щетинку снаружи цветка в нектарник и в обратном направлении, — из срезанного конца нектарника наружу. Нет сомнения, что насекомое, обладающее хоботком, изгибающимся по желанию, может провести его через эти переходы и, таким образом, добраться до нектара. Но при выполнении этого должно произойти некоторое промедление, и, таким образом, получится достаточно времени для того, чтобы своеобразные квадратные липкие диски надежно прилипли к голове или телу насекомого.

Так как у Epipactis чаша, находящаяся у основания губы венчика, служит приемником для нектара, то я ожидал, что аналогичные чаши у Stanhopea, Acropera и других окажутся служащими для той же цели;

но мне никогда не удавалось найти в них ни капли нектара; по наблюдениям г. Меньера и м-ра Скотта,* тоже оказывается, что его нет у названных родов, а равно и у Gongora, Cirrhaea и многих других. У *Catasetum tridentatum* и у женской формы Monachanthus мы видим, что обращенная дном кверху чаша никак не может служить в качестве приемника для нектара. Что же в таком случае привлекает насекомых к этим цветкам? Что они должны привлекаться, это несомненно, в особенности для Catasetum, у которого цветки различного пола размещены на разных растениях. У многих родов Vandeae не существует никакого следа органа, выделяющего нектар или служащего для него приемником.

Однако во всех этих случаях, насколько я видел, губа венчика или толста и мясиста, или снабжена необыкновенными выростами, как, например, у родов Oncidium и Odontoglossum. У *Phalaenopsis grandiflora* на губе венчика находится любопытный выступ, имеющий форму наковальни, снабженной на конце двумя продолжениями в виде усиков, которые закручиваются назад и, повидимому, служат для того, чтобы защищать бока наковальни и, таким образом, вынуждать насекомое садиться на ее вершину. Даже у нашей британской *Cephalanthera grandiflora*, губа которой никогда не заключает нектара, на ее внутренней поверхности, обращенной к колонке, находятся ребрышки и сосочки оранжевого цвета. У Calanthe (рис. 26) на губе находится выступ, представляющий собою кучку своеобразных маленьких шаровидных бородавочек, и у этого вида имеется крайне длинный нектарник, не заключающий в себе нектара; у *Eulophia viridis* короткий нектарник тоже лишен нектара, и губа покрыта продольными мохнатыми гребнями. У нескольких видов Ophrys у основания губы под обоими дисками находятся два маленьких блестящих бугорка. Можно привести еще и другие бесчисленные примеры оригинальных и разнообразных выростов на губе, относительно которых Линдли замечает, что их назначение совершенно неизвестно.

Ввиду положения, которое занимают эти выросты относительно липких дисков, и ввиду полного отсутствия свободного нектара, мне сначала казалось весьма вероятным, что они доставляют пищу или перепончатокрылым или питающимся цветками жесткокрылым насекомым и тем привлекают их. Что цветок обычно опыляется насекомым, которое является питаться на его губу, в этом по существу нет ничего более невероятного, чем в том, что семена обычно рассеваются птицами, привлекаемыми сладкой мякотью, в которой они погружены. Но я должен заявить, что д-р Перси, который произвел для меня анализ толстой и бороздчатой губы одного вида Warrea, подвергая ее брожению над ртутью, нашел, что в ней не обнаружилось никаких признаков большего содержания сахаристых веществ, чем в других лепестках. С другой стороны, толстая губа Catasetum и основание верхних лепестков у *Mormodes ignea* были слегка сладковаты, очень приятны на вкус и съедобны.

Тем не менее мое предположение, что насекомые привлекаются к цветкам различных орхидей с целью объедать выросты или другие части их губы, было очень смелой гипотезой, и мало что доставило мне больше удовлетворения, чем подтверждение этого взгляда доктором

* «Bulletin Bot. Soc. de France», т. II, 1855, стр. 352.

Крюгером, который * неоднократно видел в Вест-Индии, как пчелы из рода Euglossa обгрызали губы у Catasetum, Coryanthes, Gongora и Stanhopea. Фриц Мюллер в южной Бразилии также часто находил обглоданными выступы на губе Oncidium. Таким образом, мы в состоянии понять значение различных необыкновенных гребней и выступов на губе многих орхидей, потому что они всегда занимают такое положение, что насекомые, обгладывая их, почти наверняка коснутся липких дисков поллиниев и, таким образом, удалив их, вслед за тем опылят другой цветок.

Движение поллиниев

У многих орхидей поллинии подвергаются перемещению книзу, после того как они были удалены с места прикрепления и оставались на воздухе в течение нескольких секунд. Это зависит от сокращения участка — иногда крайне маленького — верхней поверхности клювика, сохраняющей перепончатое состояние. Эта перепонка, как мы видели, чувствительна к прикосновению, так что она разрывается по известным определенным линиям. У Maxillaria сокращается средняя часть ножки, а у Habenaria — вся барабанообразная ножка. Место сокращения во всех других случаях, которые я видел, находится или подле самой поверхности прикрепления каудикулы к диску, или в том пункте, где ножка соединяется с диском. Но и диск, и ножка — части внешней поверхности клювика. Эти замечания не относятся к тем движениям, которые просто зависят от эластичности ножки, как это бывает, например, у Vandeae.

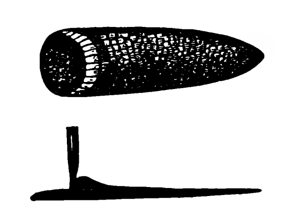


Рис. 38. Диск *Gymnadenia conopsea*

Длинный диск у *Gymnadenia conopsea*, имеющий форму узкой полоски, очень удобен для того, чтобы показать механизм этого перемещения книзу. Весь поллиний в его вертикальном и в не вполне поникшем, положениях показан на рис. 10 [стр. 119]. На верхней из двух фигур [рис. 38] можно видеть сверху, в сильно увеличенном виде, диск, в несократившемся состоянии и без каудикулы, которая удалена, а на нижней фигуре мы имеем продольный разрез несократившегося диска вместе с основанием прикрепленной к нему каудикулы, находящейся в вертикальном положении. На широком конце диска находится глубокое вдавление, имеющее полулунную форму и окруженное невысоким валиком, образованным из продольно удлиненных клеточек. Конец каудикулы прикреплен к крутым бокам этого углубления и валика. Когда диск остается на воздухе в течение приблизительно тридцати секунд, валик сокращается и ложится плашмя; опускаясь, он тянет за собой каудикулу, которая вслед за тем ложится параллельно удлиненной, суживающейся к концу части диска. Если этот последний поместить в воду, то валик приподнимается, снова приподнимая и каудикулу, а опять выставленный на воздух он снова опускается, но всякий раз с несколько ослабленной силой. Каждый раз, когда опускается и приподнимается каудикула, весь поллиний тоже, конечно, перемещается кверху и книзу.

* Crüger, «Journ. Linn. Soc. Bot.», 1864, т. 8, стр. 129.

Что способность к движению исключительно сосредоточена на поверхности диска, это хорошо можно видеть на седлообразном диске у *Orchis pyramidalis*. Так, например, держа его под водой, я удалил прикрепленные к нему каудикулы и слой липкого вещества с нижней поверхности, и, однако, как только диск выставлялся на воздух, он немедленно же начинал сокращаться обычным образом. Этот диск состоит из нескольких слоев мелких клеточек, которые всего лучше видны у экземпляров, сохранявшихся в винном спирту, потому что их содержимое при этом становится менее прозрачным. Клеточки боков седла несколько удлинены.

Пока седло остается влажным, его верхняя поверхность бывает почти плоская, но если его выставить на воздух (см. рис. 3, E, стр. 91), его бока сокращаются и закручиваются внутрь, вследствие чего поллинии расходятся. Подобным образом, вследствие особого рода сокращения, впереди каудикул образуются две ложбинки, так что они опрокидываются вперед и вниз почти так же, как если бы перед двумя прямо стоящими столбами были выкопаны два рва, а затем продолжены таким образом, чтобы эти столбы оказались подрытыми. Насколько я мог заметить, подобным же сокращением вызывается опускание поллиниев и у *Orchis mascula*. У *Orchis hircina* оба поллиния прикреплены к одному очень крупному четырехугольному диску, у которого, когда он подвергается действию воздуха, вся передняя часть опускается, и тогда бывает отделена от задней части крутой ступенькой. Вследствие этого сокращения, оба поллиния перемещаются вперед и вниз.

Некоторые поллинии, которые оставались приклеенными к картону в течение нескольких месяцев, приподнимались, когда их помещали в воду, а затем снова наклонялись книзу. Свежие поллинии, поочередно смачиваемые и выставляемые на воздух, несколько раз то приподнимаются, то опускаются. Прежде, чем я удостоверился в этих фактах, которые показывают, что движение это просто гигрометрическое, я думал, что это жизненный процесс, и пробовал подвергать поллинии действию паров хлороформа и синильной кислоты и погружать их в раствор опиума; но эти реактивы не прекращали движения. Тем не менее, существуют некоторые затруднения, мешающие нам понять, каким образом это движение может быть просто гигрометрическим. Бока седла у *Orchis pyramidalis* (см. рис. 3, D) вполне закручиваются внутрь в течение девяти секунд, — время поразительно короткое для того, чтобы указанный результат получился вследствие простого испарения;* притом же это движение зависит от высыхания нижней поверхности, хотя она прикрыта толстым слоем липкого вещества. Впрочем, края седла могут слегка подсохнуть и в девять секунд. Если этот седловидный диск положить в винный спирт, он энергично сокращается, что, вероятно, зависит от притяжения спирта к воде. Если снова перенести его в воду, он опять расправляется. Вполне ли зависит указанное сокращение от гигрометрических причин или нет, эти движения так удивительно регулированы у каждого вида, что пыльцевые массы, переносимые

* Теперь этот факт уже не кажется мне столь удивительным, как раньше, потому что мой сын Фрэнсис показал («Transact. Linn. Soc.», 2nd series. Bot., т. I, 1876, стр. 149), с какой необычайной быстротой скручивается и раскручивается ость у ковыля (Stipa), когда она подвергается действию сухого и влажного воздуха. Эти движения, как было доказано, зависят от закручивания и раскручивания отдельных клеточек.

насекомыми с цветка на цветок, принимают именно то положение, в котором они должны коснуться поверхности рыльца.

Эти разнообразные движения были бы совершенно бесполезны, если бы поллинии не прикреплялись к посещающим цветки насекомым в одинаковом положении и, таким образом, не принимали одного и того же направления после опускания; а это делает необходимым, чтобы насекомые оказывались вынужденными одинаковым образом посещать цветки одного и того же вида. Поэтому я должен сказать несколько слов о чашелистиках и лепестках. Их первичная функция, без сомнения, заключается в том, чтобы защищать органы плодоношения в цветочной почке. Когда цветок вполне распустился, верхний чашелистик и два верхних лепестка часто продолжают исполнять ту же обязанность. Мы не можем сомневаться в том, что эта защита приносит пользу, когда мы видим у Stelis, с какою тщательностью чашелистики снова закрывают и снова защищают цветок спустя некоторое время после его распускания. У Masdevallia чашелистики постоянно сращены друг с другом, и открытыми остаются только два маленьких окошечка; а в раскрытых и ни чем не защищенных цветках Bolbophyllum устье рыльцевой камеры спустя некоторое время закрывается. Можно было бы привести аналогичные факты по поводу Malaxis, Cephalanthera и других. Но колпак, образуемый верхним чашелистиком и двумя верхними лепестками, не только оказывает защиту, но и служит указателем пути, заставляя насекомых влезать в цветки спереди. Теперь лишь немногие сомневаются в правильности мнения Х. К. Шпренгеля,* что яркая и приметная окраска цветков служит для привлечения насекомых издали. Тем не менее, некоторые орхидеи имеют особенно невзрачные зеленоватые цветки, быть может, с целью избегнуть какой-либо опасности. Но многие из этих последних сильно пахучи, что также может служить хорошим средством для привлечения насекомых.

Губа венчика без всякого сомнения является важнейшим из наружных покровов цветка. Она не только отделяет нектар, но и часто образует приемники различной формы для помещения этой жидкости, или сама делается привлекательной для насекомых, так что они гложут ее. Если бы цветки не сделались привлекательными тем или другим способом, то большинство видов было бы постигнуто проклятием вечного бесплодия. Губа всегда помещается впереди клювика, и ее наружная часть часто служит посадочной площадкой для этих необходимых посетителей. У *Epipactis palustris* эта часть гибка и эластична и, по-видимому, заставляет насекомых, выбирающихся назад, задевать за клювик. У Cypripedium дистальная часть свернута наподобие конца туфли, что заставляет насекомых выползать чрез один из двух специальных проходов. У Pterostylis и у некоторых других немногих растений губа обладает раздражительностью, так что при прикосновении она замыкает цветок, оставляя только один проход, через который может

* Интересный труд этого автора с его оригинальным заглавием «Раскрытая тайна природы» (Sprengel, «Das entdeckte Geheimniss der Natur») до самого последнего времени часто упоминался с пренебрежением. Нет сомнения, Шпренгель был энтузиаст и, быть может, доводил до крайности некоторые свои идеи. Но я уверен на основании своих собственных наблюдений, что его труд содержит огромное количество правильного. Много лет тому назад Роберт Броун, к мнениям которого с почтением относятся все ботаники, очень высоко отзывался мне о нем и заметил, что только те, кто мало сведущи в этой области, могут смеяться над ним.

ускользнуть насекомое. У Spiranthes, когда цветок достигает полной зрелости, колонка отодвигается от губы венчика, вследствие чего получается промежуток, сквозь который вводятся пыльцевые массы, прикрепленные к хоботку пчелы. У *Mormodes ignea* губа венчика насажена на вершину колонки, и насекомые, садясь здесь, касаются чувствительного местечка, вследствие чего происходит выбрасывание пыльцевых масс. Губа венчика часто бывает снабжена глубоким желобком или направляющими пластинками или плотно прижата к колонке, а во многих случаях она придвигается настолько, что цветок становится трубчатым. При помощи этих разнообразных средств насекомые оказываются вынужденными задевать за клювик. Однако мы не должны предполагать, что каждая деталь строения губы приносит пользу: в некоторых случаях, как, например, у Sarcanthus, ее необычайная форма, повидимому, отчасти зависит от того, что она развивалась, тесно прилегая к клювику, который имеет оригинальную форму.

У *Listera ovata* губа венчика далеко отстоит от колонки, но ее основание узко, так что насекомые оказываются вынужденными помещаться как раз под серединой клювика. В других случаях, как, например, у Stanhopea, Phalaenopsis, Gongora и пр., основная часть губы снабжена загнутыми кверху лопастями, которые, очевидно, служат в качестве боковых указателей дороги. В некоторых случаях, как, например, у Malaxis, два верхних лепестка закручены назад так, что они находятся совсем в стороне. В других случаях, например, у Acropera, Masdevallia и некоторых видов Bolbophyllum, эти верхние лепестки служат, очевидно, боковыми указателями дороги, вынуждая насекомых входить в цветки прямо впереди клювика. В других случаях крылья, образуемые краями клинандрия или колонки, служат боковыми указателями дороги как при удалении поллиниев, так и при последующем введении их в рыльцевую полость. Таким образом, не может быть сомнения в том, что лепестки, чашелистики и рудиментарные пыльники оказывают хорошую услугу различными способами, помимо того, что защищают цветочную почку.

Конечное назначение всего цветка со всеми его частями состоит в том, чтобы производить семена; а они производятся у орхидей в огромном изобилии. Подобное изобилие вовсе не составляет чего-либо такого, чем можно было бы хвастаться, потому что образование почти бесконечно большого числа семян или яиц, несомненно, служит признаком низкой степени организации.[51] Если какое-нибудь неоднолетнее растение избегает вымирания при помощи образования большого числа семян или сеянцев, это указывает на скудость приспособлений или на недостаток какой-нибудь подходящей защиты против других опасностей. Мне было любопытно сосчитать число семян, образуемых некоторыми орхидеями; поэтому я взял зрелую коробочку *Cephalanthera grandiflora* и расположил семена по начерченной мной длинной линии, в виде узенькой кучки, как можно равномерней. Затем я сосчитал семена на тщательно отмеренном протяжении в $^1/_{10}$ дюйма. Этим способом были сосчитаны содержавшиеся в коробочке семена, которых оказалось около 6020, и лишь очень немногие из них были негодны; следовательно, четыре коробочки, находившиеся на этом растении, должны были содержать 24 080 семян. Сосчитав таким же самым способом более мелкие семена *Orchis maculata*, я нашел приблизительно то же самое число, именно 6200. А так как я часто встречал более тридцати коробочек

на одном растении, то все число его семян должно было равняться 186 300. Так как эта орхидея многолетняя и в большинстве местностей число ее экземпляров не может увеличиваться, то, значит, из всего этого большого количества только одно семя дает зрелое растение в течение нескольких лет.

Чтобы дать представление о том, что означают в действительности приведенные цифры, я вкратце покажу возможную пропорцию размножения *Orchis maculata*: акр земли может вместить 174 240 растений, причем на каждое будет приходиться пространство в шесть квадратных дюймов, как раз достаточное для их роста. Таким образом, если мы даже предположим, что в каждой коробочке находится до 400 негодных семян, то, значит, акр будет густо покрыт потомками одного единственного растения. При той же пропорции размножения его внуки покрыли бы пространство немного больше острова Энгльси,[52] а правнуки одного растения почти могли бы (в пропорции 47 : 50) покрыть однообразным зеленым ковром всю поверхность суши на земном шаре. Но число семян, образуемых какой-нибудь из наших обыкновенных британских орхидей, ничто в сравнении с количеством семян у некоторых экзотических видов. М-р Скотт нашел, что коробочка у одного вида Acropera заключает 371 250 семян, и, судя по числу цветков, одно растение иногда приносит около семидесяти четырех миллионов семян. Фриц Мюллер нашел 1 756 440 семян в одной только коробочке у Maxillaria, а между тем это растение иногда приносит полдюжины подобных коробочек. Могу прибавить, что, сосчитав пакетики пыльцы (из которых один был раздавлен под микроскопом), я вычислил, что количество пыльцевых зерен, из которых каждое выпускает свою трубочку, равнялось 122 400 в единственном пыльнике *Orchis mascula*. Амичи * сосчитал, что их число у *Orchis morio* равняется 120 300. Так как эти последние два вида, очевидно, производят не больше семян, чем близкий к ним *Orchis maculata*, коробочка которого содержала 6200 семян, то, значит, на каждую семяпочку здесь приходится около двадцати пыльцевых зерен. Судя по этому образчику, число пыльцевых зерен в пыльнике одного цветка у Maxillaria, производящей 1 756 440 семян, должно быть невероятно велико.[53]

Что задерживает безграничное размножение орхидей на земном шаре, неизвестно.[54] Мелкие семена, заключенные внутри легких покровов, хорошо приспособлены к широкому распространению, и я несколько раз наблюдал в своем фруктовом саду и в недавно посаженном лесу сеянцы, которые должны были попасть сюда из мест, находящихся на значительном расстоянии. В особенности это бывало с *Epipactis latifolia*, и один искусный наблюдатель** упоминает об одном случае, когда сеянцы этого растения появились на расстоянии от восьми до десяти миль от того места, где оно росло. Несмотря на поразительное количество семян, производимых орхидеями, всем известно, что они распространены очень скудно. Так, например, Кент, повидимому, является самым благоприятным графством в Англии для растений этого отряда, и на расстоянии одной мили от моего дома растут девять родов, заключающих тринадцать видов; но из этих последних только

* Mohl, «The Vegetable Cell, translated by Henfrey», стр. 133. [«Die Vegetabilische Zelle» in R. Wagners Handwörterbuch der Physiologie, стр. 287.—*Прим. ред.*]

** Mr. Bree, «Loudon's Mag. of Nat. Hist.», т. II, 1829, стр. 70.

один *Orchis morio* достаточно многочислен, чтобы служить заметной особенностью растительности, подобно тому как *O. maculata*, хотя и в меньшей степени, в открытой лесистой местности. Большинство же других видов, хотя и не заслуживают названия редких, распространены скудно, и, однако, если бы их семена или всходы не уничтожались в изобилии, любой из них не замедлил бы покрыть всю страну. Под тропиками виды гораздо более многочисленны; так, например, Фриц Мюллер в южной Бразилии нашел более тринадцати видов, принадлежавших к нескольким родам, которые росли на одном только дереве из рода Cedrela. М-р Фицджеральд в Сиднее, в Австралии, собрал на пространстве радиусом в одну милю не менее шестидесяти двух видов, из которых пятьдесят семь были наземные. Тем не менее, я полагаю, что ни в одной стране число особей одного и того же вида [орхидей] даже приблизительно не бывает так велико, как у весьма многих других растений. Линдли раньше насчитывал на всем земном шаре около шести тысяч видов орхидей, принадлежащих к 433 родам.*[55]

Число особей, достигающих зрелости, повидимому, вовсе не находится в тесной зависимости от количества семян, производимых каждым видом, и это оказывается справедливым, если сравнивать между собой близко родственные формы. Так, например, *Ophrys apifera* опыляется собственной пыльцой, и каждый цветок образует одну коробочку; но особи этого вида не так многочисленны в некоторых частях Англии, как особи *Ophrys muscifera*, который не может самоопыляться и не вполне успешно опыляется насекомыми, так что значительная часть цветков отпадает неоплодотворенной. *Ophrys aranifera* в большом количестве был найден в Лигурии, и, однако, Дельпино высчитывает, что не более как один из трех тысяч цветков производит коробочку.** М-р Чизмен говорит,*** что у новозеландской *Pterostylis trullifolia* гораздо менее чем четверть цветков, которые отлично приспособлены к перекрестному опылению, образуют коробочки, между тем как у близко родственного *Acianthus sinclairii*, цветы которого для своего опыления тоже требуют содействия насекомых, восемьдесят семь цветков образовали семьдесят одну коробочку; таким образом, это последнее растение должно производить необычайно большое количество семян, и, однако, во многих округах оно отнюдь не более многочисленно, чем вышеупомянутый Pterostylis. М-р Фицджеральд, особенно внимательно занимавшийся этим вопросом в Австралии, замечает, что у *Thelymitra carnea* каждый цветок самоопыляется и образует коробочку, и, однако, это растение встречается гораздо реже, чем *Acianthus fornicatus*, «у которого большинство цветков не производит семян. *Phajus grandifolius*[56] и *Calanthe veratrifolia*[57] растут в сходных местностях. У Phajus каждый цветок приносит семена, а у Calanthe разве один какой-нибудь цветок, и, однако, Phajus редок, Calanthe обыкновенна».

Замечательно, насколько часто у представителей различных триб орхидей на всем земном шаре цветки оказываются неоплодотворенными, хотя по своему устройству они отлично приноровлены к перекрестному опылению. Фриц Мюллер сообщает мне, что в роскошных лесах южной Бразилии это случается с большинством Epidendreae и

* «Gardeners' Chron.», 1862, стр. 192.

** Delpino, «Ult. Osservaz. sulla Dicogamia», ч. 1, стр. 177.

*** Cheeseman, «Transact. New Zealand Inst.», т. VII, 1875, стр. 351.

с родом Vanilla. Так, например, он посетил одно место, где Vanilla стелется почти по каждому дереву, и, однако, эти растения образовали только две семенные коробочки, хотя и были покрыты цветками. Точно так же у одного вида Epidendrum 233 цветка опали неоплодотворенными, и образовалась только одна коробочка, а из 136 оставшихся цветков только у четырех были удалены поллинии. М-р Фицджеральд полагает, что у *Dendrobium speciosum* в Новом Южном Уэльсе не более как один цветок из тысячи приносит коробочку, и некоторые другие тамошние виды также очень неплодовиты. На Новой Зеландии более двухсот цветков *Coryanthes triloba* дали только пять коробочек, а на мысе Доброй Надежды такое же число их получилось из 78 цветков *Disa grandiflora*. Почти тот же самый результат наблюдался и у некоторых видов Ophrys в Европе. В этих случаях бесплодие представляется весьма трудно объяснимым. Очевидно, оно зависит от устройства цветков, которые с такой необыкновенной тщательностью приспособлены к перекрестному опылению, что не могут приносить семян без помощи насекомых. На основании доказательств, приведенных мною в другой книге,* мы можем заключить, что для большинства растений гораздо более выгодно приносить немного семян при помощи перекрестного опыления за счет множества цветков, отпадающих неоплодотворенными, чем производить много семян путем самоопыления. Расточительность не представляет ничего необычного в природе, как это мы видим на примере пыльцы у растений, опыляемых при помощи ветра, и семян и всходов, которые у большинства растений образуются во множестве по сравнению с теми немногими, которые достигают зрелости. В других случаях, малое число опыляемых цветков может зависеть от того, что подходящие насекомые сделались редки под влиянием беспрестанных изменений, которым подвержен мир, или от того, что увеличилось число других растений, которые обладают более сильными приманками для этих подходящих насекомых. Мы знаем, что известные орхидеи требуют известных насекомых для своего опыления, как это показывают вышеприведенные примеры, касающиеся Vanilla и Sarcochilus. *Angraecum sesquipedale* на Мадагаскаре должен находиться в зависимости от какой-то гигантской ночной бабочки. В Европе *Cypripedium calceolus*, повидимому, опыляется только маленькими пчелами из рода Andrena, а *Epipactis latifolia* только осами. В тех случаях, когда опыляется лишь немного цветков, вследствие того, что только немногие посещаются подходящими насекомыми, это обстоятельство может отзываться очень вредно на растении, и много сотен видов на земном шаре вымерли вследствие указанной причины, причем выживали только те, которые в какомнибудь другом отношении оказывались в благоприятном положении. С другой стороны, немногие семена, образующиеся в этих случаях, будут продуктом перекрестного опыления, а нам теперь определенно известно, что это обстоятельство представляет огромную выгоду для большинства растений.[58]

•

Теперь я почти окончил эту книгу, которая, быть может, слишком растянута. В ней, как я полагаю, было показано, что Orchideae обнаруживают почти бесконечное разнообразие прекрасных приспособлений.

* «The Effects of Cross- and Self-fertilisation in the Vegetable Kingdom», 1876. [См. этот том.]

Когда о той или другой части говорилось, что она приспособлена к какой-нибудь специальной цели, то не следует предполагать, что она первоначально была образована всегда для этой только цели. Нормальный ход событий, повидимому, заключается в том, что известная часть, первоначально служившая для одной цели, путем медленных изменений становится приспособленной для весьма различных целей. Укажем следующий пример: у всех Ophreae длинная и почти совсем негибкая каудикула, очевидно, служит для прикладывания пыльцевых зерен к рыльцу, когда поллинии переносятся насекомыми на другой цветок, а пыльник широко раскрывается для того, чтобы поллинии легко могли быть удалены из него. Но у *Ophrys apifera* каудикула, вследствие небольшого увеличения в длину и уменьшения в толщину, а равно и вследствие того, что пыльник раскрывается немного более широко, сделалась специально приспособленной для совершенно иной цели,—для самоопыления, которое достигается совокупным действием тяжести пыльцевых масс и колебания цветка, движимого ветром. Между двумя этими состояниями возможны всякие переходы, частный пример которых мы имеем у *Ophrys aranifera*.

Точно так же эластичность ножки поллиния у некоторых Vandeae приспособлена к освобождению пыльцевых масс из гнезд пыльников; но при помощи последующих небольших изменений эластичность ножки становится специально приспособленной к тому, чтобы выбрасывать поллиний со значительной силой, так чтобы он ударился в тело насекомого, посещающего цветок. Большая полость в губе многих Vandeae обгрызается насекомыми и, таким образом, служит приманкой для них. Но у *Mormodes ignea* она сильно уменьшилась в размерах и, главным образом, служит для того, чтобы удерживать губу в ее новом положении на вершине колонки. По аналогии со многими растениями мы можем заключить, что длинный шпоровидный нектарник первоначально приспособлен к выделению и помещению запаса нектара. Но у многих орхидей он настолько утратил эту функцию, что содержит жидкость только в межклеточных пространствах. У тех орхидей, у которых нектарник содержит как свободный нектар, так и жидкость в межклеточных пространствах, мы можем видеть, каким образом мог совершиться переход от одного состояния к другому; а именно, это могло быть достигнуто путем все менее и менее обильного выделения нектара из внутренней перепонки и все большего и большего задерживания его внутри межклеточных пространств. Можно было бы привести и другие аналогичные примеры.

Хотя известный орган первоначально мог быть образован и не для той специальной цели, которой он служит в настоящее время, однако мы вправе сказать, что он специально приспособлен к ней. На том же самом основании мы можем сказать, что если человек строит машину для какой-нибудь специальной цели, но при этом пользуется старыми колесами, пружинами и шкивами, лишь слегка видоизмененными, то вся машина со всеми ее частями специально приспособлена для ее нынешней цели. Таким образом, повсюду в природе почти каждая часть каждого живого существа, вероятно, служила в слегка видоизмененном состоянии различным целям и действовала в живом механизме многих древних видовых форм, отличных друг от друга.

При исследовании орхидей едва ли какой-нибудь факт поразил меня столь сильно, как бесконечное разнообразие в строении, расточи-

тельное пользование средствами, направленными к достижению одной и той же цели, а именно к опылению одного цветка пыльцою другого растения. Этот факт в значительной мере становится понятным с точки зрения принципа естественного отбора. Так как все части цветка координированы, то если незначительные видоизменения какой-нибудь одной части будут сохраняться вследствие того, что они выгодны для растения, то и другие части обыкновенно должны будут видоизменяться каким-нибудь соответствующим образом; но эти последние части могут совсем не видоизменяться или видоизменяться не надлежащим образом, и эти особые видоизменения, какова бы ни была их природа, если они клонятся к тому, чтобы привести все части в гармоническое взаимодействие друг с другом, будут сохранены путем естественного отбора.

Иллюстрирую эту мысль простым примером: у многих орхидей завязь (а иногда цветоножка) в известный период становится закрученной, вследствие чего губа венчика принимает положение нижнего лепестка, так что насекомые легко могут посещать цветок. Но вследствие легкого изменения в форме или положении лепестков или вследствие того, что новые виды насекомых посещают цветки, для растения может оказаться выгодным, чтобы губа снова заняла свое нормальное положение на верхней стороне цветка, как это в действительности и бывает у *Malaxis paludosa* и у некоторых видов Catasetum и пр. Очевидно, что это изменение просто могло быть достигнуто посредством непрерывного отбора разновидностей, завязи которых закручивались все меньше и меньше. Но если бы это растение давало только такие разновидности, завязь которых была бы закручена еще больше, та же самая цель могла бы быть достигнута посредством отбора подобных разновидностей, пока не получился бы цветок, вполне повернутый вокруг своей оси. Это, повидимому, и случилось в действительности с *Malaxis paludosa*, потому что у нее губа достигла своего настоящего верхнего положения вследствие того, что завязь закручена дважды по сравнению с обыкновенным положением.

Далее, мы видели, что у большинства Vandeae существует явственное соотношение между глубиной рыльцевой полости и длиной ножки, с помощью которой вводятся пыльцевые массы. Если бы теперь эта полость сделалась несколько менее глубокой вследствие какого-нибудь изменения в форме колонки или другой неизвестной причины, то простейшим соответствующим изменением было бы простое укорочение ножки; но если бы подобного видоизменения ножки, в смысле ее укорочения, не произошло, то сохранилась бы всякая малейшая наклонность к ее изгибанию вследствие эластичности, как у Phalaenopsis, или к гигрометрическому перемещению назад, какое наблюдается, например, у одного из видов Maxillaria, и эта наклонность стала бы постоянно возрастать под влиянием отбора; таким образом, ножка, поскольку речь идет о ее функции, видоизменилась бы совершенно так же, как если бы она укорачивалась. Подобные процессы, продолжаясь различными путями в течение многих тысяч поколений, должны были создать в различных частях цветка бесконечное разнообразие взаимно приспособленных структур, направленных к одной и той же общей цели. Это воззрение, я полагаю, дает ключ, который отчасти разрешает загадку широкого разнообразия в строении, приспособленного к близко аналогичным целям во многих больших группах органических существ.

Чем больше изучаю я природу, тем более сильное впечатление производит на меня то обстоятельство, что эти механизмы и прекрасные приспособления, постепенно приобретенные путем происходившего время от времени видоизменения каждой части в незначительной степени, но во многих направлениях, причем сохранялись те видоизменения, которые были выгодны для организма посреди сложных и постоянно изменяющихся жизненных условий, — что эти механизмы и приспособления несравненно превосходят те, которые может изобрести самое плодовитое воображение человека.

Исследование назначения каждой незначительной детали строения представляется далеко не бесплодным для тех, кто верит в естественный отбор. Когда естествоиспытатель случайно принимается за изучение какого-нибудь органического существа и не исследует всей его жизни (хотя подобное изучение всегда будет несовершенно), он естественно сомневается в том, чтобы каждая незначительная деталь могла приносить какую-нибудь пользу или чтобы она действительно была подчинена какому-нибудь общему закону. Некоторые натуралисты полагают, что бесчисленные структуры были созданы только для разнообразия и красоты — наподобие того, как рабочий делает различные узоры. Я сам часто сомневался, чтобы та или другая деталь структуры у многих орхидей и других растений могла приносить какую-нибудь пользу; а между тем, если бы они ни на что не были нужны, то они не могли бы сформироваться путем естественного сохранения полезных видоизменений; подобные детали могли бы найти смутное объяснение в прямом действии жизненных условий или в таинственных законах соотносительного роста.

Для того, чтобы указать, хоть приблизительно, все примеры тех незначительных деталей структуры цветков орхидей, которые, несомненно, имеют большое значение, потребовалось бы повторить почти всю эту книгу. Но я вызову в памяти читателей немногие случаи. Я не касаюсь здесь основного плана строения этих растений, например, остатков пятнадцати первичных органов, расположенных попеременно пятью кругами, потому что всякий, кто верит в постепенное развитие видов, согласится, что их присутствие объясняется унаследованием от отдаленной прародительской формы. Раньше были приведены бесчисленные факты касательно назначения лепестков и чашелистиков, имеющих разнообразную форму и положение. Точно так же было упомянуто и о значении легкого отличия в форме каудикулы поллиния у *Ophrys apifera* по сравнению с другими видами того же рода; вслед за ней можно упомянуть также о дважды изогнутой каудикуле *Ophrys muscifera*. Впрочем, важное соотношение между длиной и формой каудикулы и положением рыльца можно было бы проследить во многих целых трибах. Плотный выдающийся горбик на пыльнике у *Epipactis palustris*, не заключающий сам в себе пыльцы, освобождает пыльцевые массы, когда насекомые двигают его. У *Cephalanthera grandiflora* вертикальное положение почти замкнутого цветка защищает от разрушения столбики пыльцы, обладающие малою связностью. Длина и эластичность нити пыльника у некоторых видов Dendrobium, повидимому, содействует самоопылению цветка в тех случаях, когда пыльцевые массы не будут перенесены насекомыми. Легкое наклонение вперед гребня клювика у Listera препятствует тому, чтобы при извержении липкого вещества это последнее захватывало гнездо пыльника. Эластич-

ность губы клювика у Orchis заставляет ее снова отскакивать кверху после удаления одной из пыльцевых масс, и, таким образом, второй липкий диск, который без этого был бы потерян без пользы, остается годным к действию. Тот, кто не изучал орхидей, никогда не предположил бы, что эти, а равно и весьма многие другие мелкие детали структуры имеют величайшую важность для каждого вида и что, следовательно, если вид подвергался новым жизненным условиям и строение этих различных частей видоизменялось хотя бы в самой незначительной мере, то эти мелкие детали структуры легко могли быть приобретены путем естественного отбора. Эти случаи представляют хороший урок, принуждая нас осторожно делать выводы о значении, повидимому— ничтожных, особенностей строения у других органических существ.

Естественно, может быть задан вопрос: почему Orchideae обнаруживают такое обилие совершенных приспособлений для своего опыления? Основываясь на наблюдениях различных ботаников и своих собственных, я уверен, что и многие другие растения обладают подобными же приспособлениями, представляющими высокую степень совершенства; но кажется, что у орхидей они, действительно, более многочисленны и совершенны, чем у большинства других растений. До известной степени на этот вопрос ответить можно. Так как на каждую семяпочку требуется по меньшей мере одно, а, вероятнее, несколько пыльцевых зерен * и так как семена, производимые орхидеями, необычайно многочисленны, то мы можем убедиться в необходимости, чтобы на рыльце каждого цветка оставлялись большие массы пыльцы. Даже у Neotteae, имеющих зернистую пыльцу, крупинки которой связаны друг с другом некрепкими нитями, согласно моим наблюдениям, на рыльцах обыкновенно оставляются значительные массы пыльцы. Это обстоятельство, повидимому, объясняет, почему пыльцевые зерна бывают соединены в пакетики или крупные восковидные массы, как это наблюдается во многих трибах; а именно: при этом имеется в виду предотвратить их потерю при переносе. У большинства растений каждый цветок производит пыльцу в количестве, достаточном для опыления нескольких цветков, что создает возможность перекрестного опыления или благоприятствует ему. Но у многих орхидей, образующих только две пыльцевые массы, и у некоторых Malaxeae, производящих только одну, пыльца с одного цветка может опылить никак не больше двух цветков или даже только один, и случаи подобного рода, как я полагаю, не встречаются ни в какой другой группе растений. Если бы Orchideae вырабатывали пыльцу в таком же отношении к числу производимых ими семян, как и другие растения, то они образовали бы совершенно невероятное ее количество, что повело бы к истощению. Подобное истощение избегается тем, что пыльца не производится в сколько-нибудь значительном излишестве ввиду существования многочисленных специальных приспособлений для ее благополучного переноса с растения на растение и для надежного помещения ее на рыльце. Таким образом, мы можем понять, почему орхидеи в отношении механизма для перекрестного опыления более высоко организованы, чем большинство других растений.[59]

В моей книге «О действии перекрестного опыления и самоопыления в растительном царстве» я показал, что, когда цветки опыляются

* Gaertner, «Beiträge zur Kenntniss der Befruchtung», 1844, стр. 135.

перекрестным путем, они обыкновенно получают пыльцу с другого растения, а не с другого цветка того же самого растения, и что последнего рода скрещивание приносит мало или совсем не приносит пользы. Далее я показал, что выгоды, извлекаемые из скрещивания между двумя растениями, вообще зависят от того, что они несколько различаются по своей конституции, и существует много доказательств того, что каждый отдельный сеянец обладает своей особой конституцией. Как было описано в вышеупомянутой книге, скрещивание между различными растениями одного и того же вида благоприятствуется или обусловливается различными обстоятельствами, но, главным образом, преобладающим действием пыльцы с другого растения по сравнению с пыльцой с того же самого цветка. У орхидей подобное преобладание представляется весьма вероятным, так как мы знаем на основании ценных наблюдений м-ра Скотта и Фрица Мюллера, * что у нескольких орхидей пыльца собственного цветка совершенно не действует на рыльце, а в некоторых случаях действует на него даже как яд. Помимо этого преобладающего действия, у орхидей наблюдаются и различные специальные приспособления — и то обстоятельство, что поллинии занимают надлежащее положение, позволяющее им коснуться рыльца лишь спустя некоторое время после своего удаления из пыльников, и легкое изгибание клювика вперед и затем назад у Listera и Neottia, и медленное отодвигание колонки от губы венчика у Spiranthes, и двудомность у Catasetum, и тот факт, что некоторые виды производят только по одному цветку и пр., — все это делает несомненным, или весьма вероятным, что цветки обыкновенно опыляются пыльцою с другого растения.

Что перекрестное опыление, вплоть до полного устранения самоопыления, является правилом у орхидей, в этом нельзя сомневаться ввиду приведенных раньше фактов, касающихся многих видов из всех триб по всему земному шару. Я почти так же охотно поверил бы в то, что цветки, вообще говоря, не приспособлены к произведению семян, потому что существуют некоторые немногие растения, относительно которых никогда не было известно, чтобы они приносили семена, как и в то, что цветки орхидей в общем не приспособлены к обеспечению перекрестного опыления. Тем не менее, некоторые виды регулярно или часто самоопыляются, и я сейчас приведу список всех случаев этого рода, которые наблюдались доселе и мною, и другими. В некоторых из этих случаев цветки, повидимому, часто опыляются при помощи насекомых, но способны хотя более или менее несовершенно опылять и сами себя без постороннего содействия, так что они не остаются вполне бесплодными, в случае, если насекомые не посетят их. К этой категории можно отнести три британских вида, а именно: *Cephalanthera grandiflora*, *Neottia nidus-avis* и, быть может, *Listera ovata*. В южной Африке *Disa macrantha* часто опыляется собственной пыльцой, но м-р Уил полагает, что она опыляется также и перекрестным путем, при помощи ночных бабочек. В Вест-Индии три вида, принадлежащие к Epidendreae, редко раскрывают свои цветки, и тем не менее эти последние опыляются; но сомнительно, чтобы они опылялись вполне, потому что

* Полное извлечение из этих наблюдений дано в моей книге «Variation of Animals and Plants under Domestication», гл. XVII, 2 изд., т. II, стр. 114. [См. настоящее издание, том 4.]

значительная часть семян, образованных некоторыми представителями этой трибы в теплице, не имела зародыша. Некоторые виды Dendrobium, судя по их строению, а также по тому, что они иногда образовывали коробочки в культурном состоянии, тоже подходят под эту категорию.

Среди видов, которые регулярно опыляются без всякой посторонней помощи и образуют коробочки, достигающие полных размеров, едва ли существует какой-нибудь пример, более разительный, чем тот, который был приведен мною в первом издании этой книги отосительно *Ophrys apifera*. Теперь к этому можно прибавить два другие европейские растения: *Orchis* (или *Neottinea*) *intacta* и *Epipactis viridiflora*. Два северо-американских вида, *Gymnadenia tridentata* и *Platanthera hyperborea*, повидимому, относятся к той же категории, но еще не было удостоверено, приносят ли они, в случае самоопыления, полный комплект коробочек, содержащих хорошие семена. Один интересный вид Epidendrum в южной Бразилии, имеющий два добавочных пыльника, обильно опыляется с их помощью, а о *Dendrobium cretaceum* известно, что в одной теплице в Англии он путем самоопыления приносил вполне развитые семена. Наконец, *Spiranthes australis* и два вида Thelymitra, живущие в Австралии, подходят под ту же самую категорию. Без сомнения, и другие случаи будут прибавлены впоследствии к этому краткому списку, заключающему в себе около десяти видов, которые, как кажется, могут полностью самоопыляться, и такое же приблизительно число видов, которые самоопыляются лишь несовершенно в отсутствии насекомых.

Особого внимания заслуживает тот факт, что цветки всех вышеупомянутых самоопыляющихся видов тем не менее сохраняют различные особенности строения, не оставляющие сомнения в том, что они приспособлены для обеспечения перекрестного опыления, хотя они теперь редко или даже никогда не употребляются. Отсюда мы можем заключить, что все эти растения произошли от видов или разновидностей, первоначально опылявшихся при содействии насекомых. Кроме того, несколько родов, к которым принадлежат эти самоплодовитые виды, заключают другие виды, не способные к самооплодотворению. Действительно, Thelymitra представляет единственный известный мне пример, когда в одном и том же роде оказываются два вида, регулярно оплодотворяющиеся собственной пыльцой. Принимая в соображение случаи, подобные тем, какие представляют нам роды Ophrys, Disa и Epidendrum, у которых только один вид в каждом роде способен к полному самооплодотворению, между тем как другие виды вообще редко опыляются каким бы то ни было образом, вследствие того, что они редко посещаются подходящими насекомыми, а также, принимая во внимание существование в различных частях света большого числа видов, которые редко опыляются по той же самой причине, — мы оказываемся вынужденными предположить, что вышеупомянутые самоплодовитые растения первоначально нуждались в посещении насекомых для своего опыления, и что вследствие отсутствия этих посещений они не приносили семян в достаточном количестве и стали приближаться к вымиранию. При таких условиях они, вероятно, постепенно видоизменялись таким образом, что становились более или менее самоопыляющимися, потому что растению очевидно выгоднее производить семена путем самоопыления, чем не производить их совсем или производить в крайне малом количестве.[60] Окажется ли в состоянии какой-нибудь вид, никогда

не опыляющийся теперь перекрестным путем, противостоять вредным последствиям продолжительного самоопыления и выжить в среднем столь же долго, как и другие виды того же самого рода, обыкновенно опыляющиеся перекрестно,— этого, конечно, нельзя сказать. Но *Ophrys apifera* до сих пор весьма сильное растение, а *Gymnadenia tridentata* и *Platanthera hyperborea*, по словам Аза Грея, обычные растения в Северной Америке. Конечно, возможно, что эти самоопыляющиеся виды с течением времени могут вернуться к тому состоянию, которое, несомненно, было для них первобытным, и в этом случае их разнообразные приспособления к перекрестному опылению снова будут пущены в ход. Мы можем предположить, что подобный возврат возможен, слыша от м-ра Моггриджа, что *Ophrys scolopax* в одном округе южной Франции обильно опыляется без помощи насекомых, а в другом оказывается совершенно бесплодным без их помощи.

Наконец, если мы примем во внимание, какое драгоценное вещество— пыльца и сколько забот было вложено в ее выработку и в придаточные части у орхидей; если мы примем в соображение, насколько большое количество ее необходимо для оплодотворения почти бесчисленных семян, производимых этими растениями; если мы примем во внимание, что пыльник расположен позади или над самым рыльцем,— то окажется, что самоопыление было бы несравненно более надежным и легким процессом, чем перенос пыльцы с цветка на цветок. И тот факт, что цветки орхидей не опылялись регулярно собственной пыльцой, представится поразительным, если мы забудем о тех хороших результатах, которые, как было доказано, в большинстве случаев получаются после перекрестного опыления. Это обстоятельство очевидно доказывает, что самооплодотворение заключает в себе нечто вредное,— факт, который был прямо доказан мною в другом месте. Едва ли будет преувеличением сказать: природа самым торжественным образом заявляет нам, что она испытывает отвращение к постоянному самооплодотворению.[61]

ДЕЙСТВИЕ ПЕРЕКРЕСТНОГО ОПЫЛЕНИЯ И САМООПЫЛЕНИЯ В РАСТИТЕЛЬНОМ МИРЕ



ЧАРЛЗА ДАРВИНА

МАГИСТРА НАУК

ЧЛЕНА КОРОЛЕВСКОГО ОБЩЕСТВА

СОДЕРЖАНИЕ

ГЛАВА I

Вводные замечания

ГЛАВА II

Convolvulaceae

ГЛАВА III

Scrophulariaceae, Gesneriaceae, Labiatae и др.

ГЛАВА IV

Cruciferae, Papaveraceae, Resedaceae и др.

ГЛАВА V

Geraniaceae, Leguminosae, Onagraceae и др.

ГЛАВА VI

Solanaceae, Primulaceae, Polygoneae и др.

ГЛАВА VII

Итоги измерения высоты и веса перекрестноопыленных и самоопыленных растений

ГЛАВА VIII

Различие между перекрестноопыленными и самоопыленными растениями по конституциональной силе и в других отношениях

ГЛАВА IX

Действие перекрестного опыления и самоопыления на продукцию семян

ГЛАВА X

Способы опыления

ГЛАВА XI

Привычки насекомых в отношении опыления цветков

ГЛАВА XII

Общие выводы

THE EFFECTS

OF

CROSS AND SELF FERTILISATION

VEGETABLE KINGDOM.

By CHARLES DARWIN, M.A. F.R.S.,

ETC.

LONDON

JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.

1876.

Титульный лист 1-го английского издания сочинения: «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире», Чарлза Дарвина, магистра наук, члена Корол. общ., Лондон, 1876.

ДЕЙСТВИЕ ПЕРЕКРЕСТНОГО ОПЫЛЕНИЯ И САМООПЫЛЕНИЯ

ГЛАВА I

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Различные средства, благоприятствующие перекрестному опылению растений или обусловливающие его. — Выгоды, проистекающие от перекрестного опыления. — Самоопыление благоприятно для распространения вида. — Краткая история вопроса. — Цель опытов и способы, какими они проводились.— Статистическая ценность измерений. — Опыты, проводившиеся на протяжении многих последовательных поколений. — Природа родства растений позднейших поколений. — Однородность условий, которым подвергались растения.— Некоторые кажущиеся и некоторые действительные источники ошибок. — Количество употреблявшейся пыльцы. — Расположение материала в работе.— Важное значение выводов.

Имеются веские и многочисленные доказательства того, что цветки большинства родов растений построены таким образом, что они при случае или же, как правило, опыляются перекрестно пыльцой из другого цветка, производимого тем же самым растением или обыкновенно, как позже мы будем иметь основание считать, другим растением. Перекрестное опыление иногда обеспечивается тем, что оба пола разделены, и в большом числе случаев тем, что пыльца и рыльце одного и того же цветка созревают в разное время. Подобные растения называются дихогамными и были разделены на два подкласса: виды протерандричные, у которых пыльца созревает раньше, чем созревают рыльца, и виды протерогиничные, у которых наблюдается обратное отношение; эта последняя форма дихогамии далеко не столь обычна, как первая. Перекрестное опыление обеспечивается также во многих случаях механическими приспособлениями удивительной красоты, препятствующими оплодотворению цветков их собственной пыльцой. Существует небольшая группа растений, которые я назвал диморфными и триморфными, но которым Гильдебранд дал более подходящее название гетеростильных растений; эта группа состоит из растений, представляющих две или три различные формы, приспособленные к взаимному оплодотворению, так что, подобно растениям с разделенными полами, эти растения почти не могут не опыляться в каждом поколении между собою перекрестно.[1] Мужские и женские органы некоторых цветков обладают раздражимостью, и дотрагивающиеся до них насекомые

обсыпаются пыльцой, которая, таким образом, переносится на другие цветки. Далее, имеется группа растений, в которой семяпочки абсолютно неспособны оплодотворяться пыльцой того же самого растения, но могут оплодотворяться пыльцой любого другого индивидуума того же вида. Имеется также очень большое число видов, которые обнаруживают частичную стерильность при опылении собственной пыльцой. Наконец, существует большая группа, в которой цветки не обнаруживают какого-либо явного препятствия для самоопыления, и, тем не менее, эти растения часто опыляются перекрестно, благодаря большей силе пыльцы другого индивидуума или разновидности по сравнению с собственной пыльцой растения.[2]

Так как растения приспособлены такими разнообразными и эффективными средствами к перекрестному опылению, то уже из этого одного факта можно было бы сделать вывод, что растения получают какую-то большую выгоду из этого процесса; и как раз целью настоящей работы является показать природу и значение вытекающих отсюда преимуществ.

Однако имеются некоторые исключения из этого правила, согласно которому растения построены таким образом, что они допускают перекрестное опыление или даже способствуют ему, так как некоторые немногочисленные растения, повидимому, неизменно подвергаются самоопылению; но даже и эти растения сохраняют следы того, что первоначально они были приспособлены к перекрестному опылению. Эти исключения не должны возбуждать в нас сомнения в достоверности вышеприведенного правила, точно так же, как существование небольшого числа растений, образующих цветки и, однако, никогда не завязывающих семян, не дает нам повода сомневаться в том, что цветки приспособлены к образованию семян и размножению вида.

Мы все время не должны упускать из виду того очевидного факта, что образование семян является главной целью акта оплодотворения, и что эта цель может быть достигнута гермафродитными растениями несравнимо вернее, чем путем соединения половых элементов, принадлежащих двум различным цветкам или растениям. И однако то, что бесконечное число цветков приспособлено для перекрестного опыления, так же безошибочно ясно, как и то, что зубы и когти плотоядного животного приспособлены для схватывания добычи, или как то, что летучки, крылья и крючки семян приспособлены для их распространения. Цветки построены, следовательно, таким образом, чтобы могли быть достигнуты две цели, являющиеся до известной степени антагонистичными, и это обстоятельство объясняет многие кажущиеся аномалии в их строении. Тесная близость пыльников и рыльца у большого числа видов благоприятствует самоопылению, а часто и непосредственно ведет к нему; но эта цель могла бы быть достигнута гораздо вернее, если бы цветки были вполне закрытыми, так как в этом случае пыльца не повреждалась бы дождем или не поедалась бы насекомыми, как это часто случается. Кроме того, в этом случае для оплодотворения было бы достаточно очень небольшого количества пыльцы вместо производимых растением миллионов пыльцевых зерен. Но открытый цветок и продуцирование большого и, казалось бы, расточительного количества пыльцы необходимы для перекрестного опыления.[3] Эти замечания хорошо иллюстрируются примером растений, названных клейстогамными, которые производят на одном и том же экземпляре два

рода цветков. Цветки одного типа мелкие и вполне закрытые, так что возможно, что они не могут опыляться перекрестно;[4] но они отличаются очень большой плодовитостью (фертильностью), несмотря на то, что образуют чрезвычайно малое количество пыльцы. Цветки второго рода образуют много пыльцы и являются открытыми; эти цветки могут опыляться, а часто и действительно опыляются перекрестно. Герман Мюллер также сделал замечательное открытие, что имеются некоторые растения, существующие в двух формах, т. е. что они образуют на различных экземплярах два рода гермафродитных цветков. Одна форма образует мелкие цветки, приспособленные по своему строению для самоопыления, между тем как другая образует более крупные и значительно более бросающиеся в глаза цветки, явно приспособленные в своем строении для перекрестного опыления при помощи насекомых, и без помощи последних цветки этого рода не образуют семян.

Приспособленность цветков к перекрестному опылению является предметом, который интересовал меня в течение последних тридцати семи лет, и я собрал большое количество наблюдений, но последние сделались в настоящее время излишними благодаря многим превосходным работам, которые недавно опубликованы. В 1857 году я написал * краткое сообщение об опылении фасоли, в 1862 году появилась моя работа «О приспособлениях, при помощи которых британские и иноземные орхидеи опыляются насекомыми». Мне представлялось более целесообразным обработать одну группу растений с наибольшей тщательностью, какая была мне доступна, чем опубликовать большое число разнообразных и неполных наблюдений. Настоящий мой труд является дополнением к работе об орхидеях, в которой было показано, как изумительно приспособлены в своем строении эти растения к тому, чтобы сделать возможным перекрестное опыление, способствовать ему или же сделать его [наконец] необходимым. Приспособления к перекрестному опылению у орхидей являются, быть может, более ясными, чем в какой-либо другой группе растений, но ошибочно говорить о них, как об исключительном случае, как это сделали некоторые авторы. Сходное с рычагом действие тычинок у Salvia (описанное Гильдебрандом, доктором В. Оглем и другими), благодаря которому пыльники прижимаются и трутся о спинки пчел, представляет столь же совершенную структуру, как и та, которую можно встретить у какой-либо из орхидей. Цветки мотыльковых, как это описано различными авторами, например, м-ром Т. Х. Фаррером, представляют бесчисленные любопытные приспособления для перекрестного опыления. Пример *Posoqueria fragrans* (одного из Rubiaceae) столь же изумителен, как примеры наиболее изумительных орхидей. Тычинки, согласно Фрицу Мюллеру,** обладают раздражимостью, так что в момент посещения цветка бабочкой пыльники лопаются и покрывают насекомое пыльцой; одна из немногих нитей, отличающаяся от остальных большей шириной, изменяет затем свое положение и закрывает цветок примерно на двенадцать часов; после этого срока она принимает свое первоначальное положение. Таким образом, рыльце не может быть опылено пыльцой

* «Gardeners' Chronicle», 1857, стр. 725, и 1858, стр. 828. Также «Annals and Mag. of Nat. Hist.», 3-я серия, т. II, 1858, стр. 462. [См. этот том, стр. 632—640].
** F. Müller, «Botanische Zeitung», 1866, стр. 129.

из того же самого цветка, но лишь пыльцой, принесенной бабочкой из какого-либо другого цветка. Можно было бы привести бесконечное число других превосходных приспособлений, служащих для этой же самой цели.

Намного раньше, чем я начал уделять внимание опылению цветков, в 1793 году, в Германии появилась замечательная книга Х. К. Шпренгеля «Раскрытая тайна природы», в которой автор путем многочисленных наблюдений ясно доказал, сколь существенную роль играют насекомые в оплодотворении многих растений.[5] Но он опередил свой век, и его открытия в течение долгого времени оставлялись без внимания. С момента появления моей книги об орхидеях были опубликованы многие превосходные работы по опылению цветков, как, например, работы Гильдебранда, Дельпино, Акселля и Германа Мюллера * и многочисленные другие, более короткие сообщения. Перечисление их заняло бы много страниц, и здесь не место приводить их заглавия, поскольку мы заняты здесь не способами, с помощью которых достигается перекрестное опыление, а его результатами. Ни один человек, интересующийся тем механизмом, каким природа достигает своих целей, не может не прочесть этих книг и мемуаров с живейшим интересом.

На основании моих собственных наблюдений над растениями, при которых руководящей нитью мне служили до известной степени опыты и наблюдения животноводов, я уже много лет назад пришел к убеждению, что общим законом природы является приспособление цветков к тому, чтобы, по крайней мере изредка, перекрестно опыляться пыльцой другого растения. Шпренгель в свое время лишь отчасти предвидел этот закон, так как не видно, чтобы он был осведомлен о том, что существует различие между силой действия пыльцы, взятой с того же самого растения, и силой действия пыльцы, взятой от другого растения.[6] Во введении к своей книге (стр. 4) он говорит, что так как оба пола разделены у столь большого числа цветков и столь большое число других цветков является дихогамным, «кажется, что природа не желала, чтобы хоть один цветок опылялся своей собственной пыльцой». Однако он был далек от того, чтобы всегда иметь в виду это заключение, или же он не понимал его полного значения, что легко может заметить каждый, кто внимательно прочтет [описание] его наблюдений; следовательно, он неправильно понял значение разнообразных структур. Но открытия его так многочисленны, а работа его так превосходна, что он вполне в состоянии выдержать небольшое порицание. Наиболее компетентный

* Сэр Джон Лёббок дал интересную сводку всего предмета: J. Lubbock, «British Wild Flowers considered in relation to Insects», 1875. Труд Германа Мюллера (H. Müller, «Die Befruchtung der Blumen durch Insecten», 1873) содержит громадное число оригинальных наблюдений и обобщений. Кроме того, последний труд неоценим также в качестве сводки, содержащей ссылки почти на все работы, какие были опубликованы по этому предмету. Работа этого автора отличается от работ всех других в том отношении, что в ней перечислены виды насекомых, посещающих цветки каждого вида, насколько это было известно. Равным образом, он становится на новую точку зрения, показывая не только то, что цветки приспособлены ради их собственной выгоды к посещению определенными насекомыми, но и то, что сами насекомые превосходно приспособлены к добыванию нектара или пыльцы из определенных цветков. Значение работы Г. Мюллера едва ли можно переоценить, и очень желательно, чтобы она была переведена на английский язык. Работа Северина Акселля написана на шведском языке, так что я не был в состоянии прочесть ее.

судья, Г. Мюллер, также говорит: * «Замечательно, в сколь многих случаях Шпренгель правильно понял, что пыльца неизбежно переносится посещающими насекомыми на рыльца других цветков этого же самого вида, и, однако, он не представлял себе, что в этом переносе пыльцы насекомыми следует обнаружить пользу для самих растений».

Эндрью Найт более ясно представлял себе истинное положение вещей, так как он замечает: ** «Природа позаботилась о том, чтобы мог происходить половой обмен между соседними растениями одного и того же вида». Указав предположительно на различные способы, с помощью которых пыльца переносится с цветка на цветок, в той несовершенной степени, в какой они были в то время известны, он прибавляет: «Природа имела в виду нечто большее, чем то, чтобы каждый цветок был оплодотворен надлежащим образом своими собственными мужскими элементами».[7] В 1811 году Кёльрейтер ясно намекал на этот же самый закон, точно так же, как позже на это указывал другой знаменитый гибридизатор растений, именно Герберт.*** Но, повидимому, ни один из этих прекрасных исследователей не проникся в достаточной мере сознанием истинности и всеобщности этого закона в такой мере, чтобы настаивать на нем и убедить в этом других.

В 1862 году я суммировал результаты своих наблюдений над орхидеями, сказав, что «природа испытывает отвращение к постоянному самооплодотворению». Если опустить слово «постоянному», то этот афоризм станет ошибочным. В том виде, в каком он есть, я считаю его правильным, хотя, быть может, он выражен слишком сильно, и я бы прибавил к нему самоочевидное положение, что распространение вида, путем ли самоопыления, путем ли перекрестного опыления, или путем бесполого размножения при помощи почек, столонов и т. п., имеет первостепенную важность. Большая заслуга Германа Мюллера заключается в том, что он неоднократно настаивал на последнем положении.

Мне часто приходило в голову, что следовало бы испытать, превосходят ли в каком-либо отношении сеянцы, полученные от перекрестного опыления, сеянцы, полученные из семян самоопыленных цветков. Но так как не было известно ни одного случая у животных, где бы проявились какие-либо вредные последствия в одном только поколении, полученном от самого близкого скрещивания, какое только возможно,

* H. M ü l l e r, «Die Befruchtung der Blumen», 1873, стр. 4. Он говорит так: «Es ist merkwürdig, in wie zahlreichen Fällen Sprengel richtig erkannte, dass durch die besuchenden Insekten der Blüthenstaub mit Nothwendigkeit auf die Narben anderer Blüthen derselben Art übertragen wird, ohne auf die Vermuthung zu kommen, dass in dieser Wirkung der Nutzen des Insektenbesuches für die Pflanzen selbst gesucht werden müsse».

** T h. A. K n i g h t, «Philosophical Transactions», 1799, стр. 202.

*** K ö l r e u t e r, «Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg», т. III, 1809 (опубл. в 1811), стр. 197. Показав, как совершенно Malvaceae приспособлены к перекрестному опылению, он задает вопрос: «An id aliquid in recessu habeat, quod hujuscemodi flores nunquam proprio suo pulvere, sed semper eo aliarum suae speciei impregnentur, merito quaeritur? Certe natura nil facit frustra». [«Естественно возникает вопрос, не скрывается ли что-либо в том обстоятельстве, что подобного рода цветки никогда не оплодотворяются своей собственной пыльцой, но всегда оплодотворяются пыльцой других цветков своего же вида? Без сомнения, природа ничего не совершает напрасно»]. H e r b e r t, «Amaryllidaceae, with a Treatise on Cross-bred Vegetables», 1837.

т. е. от скрещивания между братьями и сестрами, я думал, что то же самое правило будет вполне применимо и к растениям и что потребовалось бы пожертвовать слишком большим количеством времени для того, чтобы самоопылить и скрестить между собой растения на протяжении нескольких последовательных поколений с целью притти к какому-либо выводу. Я должен был бы думать, что столь тонко выработанные приспособления, благоприятствующие перекрестному опылению, какие мы видим у бесчисленного количества растений, не могли быть приобретены в целях достижения отдаленного и незначительного преимущества, или же для того, чтобы избежать отдаленного и незначительного вреда. Кроме того, опыление цветка своей собственной пыльцой является более близкородственным скрещиванием, чем то, какое возможно у обычно раздельнополых животных, так что можно было надеяться на получение результата в более короткий срок.

Наконец, следующее обстоятельство побудило меня произвести опыты, изложенные в настоящем томе. В целях выяснения некоторых вопросов, касавшихся наследования, и без всякой мысли о действии близкородственного скрещивания, я вырастил рядом друг с другом две большие гряды самоопыленных и перекрестноопыленных сеянцев одного и того же растения *Linaria vulgaris*. К моему изумлению растения, полученные от перекрестного опыления, во взрослом состоянии были явно более крупными и более мощными, чем растения, полученные от самоопыления. Пчелы беспрерывно посещают цветы этой льнянки и переносят пыльцу с одного цветка на другой, и если не допускать насекомых, то цветки производят очень мало семян; таким образом, дикие растения, из семян которых были выращены мои сеянцы, должны были опыляться перекрестно на протяжении всех предыдущих поколений. Поэтому казалось совершенно невероятным, чтобы разница между двумя грядами сеянцев могла быть следствием лишь однократного акта самоопыления, и я приписал этот результат тому, что семена от самоопыления не вполне созрели, хотя и казалось невероятным, чтобы все они были недозрелыми, или что это следствие какой-либо иной случайной и необъяснимой причины. В следующем году с той же самой целью, как и прежде, я вырастил две большие находившиеся в непосредственном соседстве друг с другом гряды самоопыленных и перекрестноопыленных сеянцев гвоздики *Dianthus caryophyllus*. Это растение, подобно льнянке, почти стерильно в том случае, когда к нему не имеют доступа насекомые, и мы можем сделать тот же вывод, что и прежде, а именно, что родительские растения этих сеянцев должны были опыляться перекрестно на протяжении всех или почти всех предыдущих поколений. Несмотря на это, сеянцы от самоопыления были явно ниже по своей высоте и мощности по сравнению с сеянцами от перекрестного опыления.

Теперь мое внимание было вполне привлечено [к этому факту], так как я едва ли мог сомневаться в том, что различие между двумя грядами обусловливалось тем, что одна группа растений представляла потомство перекрестноопыленных цветков, тогда как вторая — самоопыленных. В соответствии с этим я выбрал почти произвольно два других растения, которые как раз в тот момент цвели в оранжерее, именно *Mimulus luteus* и *Ipomoea purpurea*, и которые оба, в отличие от Linaria и Dianthus, при условии изолирования их от насекомых,

являются в высокой степени самофертильными. Некоторые цветки на одном растении каждого вида оплодотворялись своей собственной пыльцой, а другие — пыльцой другой особи; оба растения защищались сеткой от насекомых. Полученные таким путем семена от перекрестного опыления и от самоопыления сеялись на двух противоположных сторонах одних и тех же горшков и получали одинаковый во всех отношениях уход; после того как растения вполне вырастали, они измерялись и сравнивались. У обоих видов, как и в случае с Linaria и Dianthus, сеянцы, полученные от перекрестного опыления, заметно превосходили по своей высоте, равно как и в других отношениях, сеянцы, полученные в результате самоопыления. Поэтому я решил начать длинный ряд опытов с разными растениями, и эти опыты продолжались на протяжении следующих одиннадцати лет. И мы увидим, что в громадном большинстве случаев растения, полученные в результате перекрестного опыления, одерживали верх над растениями, полученными от самоопыления. Вместе с тем и многие из тех исключительных случаев, когда растения от перекрестного опыления не оказывались победителями, могут получить объяснение.

Следует указать, что ради краткости я говорил и буду продолжать говорить и далее о перекрестноопыленных и самоопыленных семенах, сеянцах или растениях; под этими терминами подразумевается, что соответствующие семена, сеянцы или растения получены в результате перекрестного опыления или самоопыления цветков. Под перекрестным опылением всегда подразумевается опыление между различными растениями, которые выведены из семян, а не из черенков или глазков. Термин самоопыление всегда обозначает, что цветки, о которых идет речь, были опылены своей собственной пыльцой.

Мои опыты проводились следующим образом. Одно растение, если оно образовывало достаточное количество цветков, или два-три растения помещались под сетку, натянутую на каркас и по своим размерам достаточно большую для того, чтобы она могла покрыть все растение (вместе с горшком, если растение выращивалось в нем), не касаясь его непосредственно. Последнее условие имеет важное значение, так как в том случае, когда цветки касаются сетки, они могут быть перекрестно опылены пчелами, что, как я знаю, случается; в том же случае, когда сетка бывает влажной, может быть повреждена пыльца. Вначале я пользовался «белой хлопчатобумажной сеткой» с весьма мелкими петлями, но позже применял сетку с петлями в одну десятую дюйма в диаметре; последняя, как я убедился на опыте, вполне прекращала доступ всем насекомым, за исключением трипса, от которого не может предохранить никакая сетка. На растениях, изолированных таким образом, отмечалось несколько цветков, которые опылялись своей собственной пыльцой; равное количество цветков, отмеченных иным образом, на тех же самых растениях одновременно опылялось перекрестно пыльцой от другого растения. Опылявшиеся перекрестно цветки никогда не кастрировались, с той целью, чтобы сделать опыты насколько возможно сходными с тем, что имеет место в природных условиях у растений, опыляемых с помощью насекомых. Поэтому некоторые из цветков, опылявшихся перекрестно, могли остаться при этом неопыленными и подвергнуться позже самоопылению. Но этот источник ошибки, равно как и некоторые другие, будет нами сейчас рассмотрен. В некоторых немногочисленных случаях у видов,

самофертильных в естественных условиях, цветкам была дана возможность опыляться под сеткой самостоятельно, и в еще меньшем числе случаев непокрытые сеткой растения были предоставлены свободному опылению насекомыми, беспрерывно их посещавшими. Были некоторые крупные преимущества и некоторые недостатки в том, что я в некоторых случаях видоизменял свою методику проведения опыта; но в тех случаях, где было какое-либо отклонение от применявшейся методики, я всегда указываю на это при описании соответствующих опытов с данным видом растений.

Прилагалось старание к тому, чтобы семена вполне созрели до момента их сбора. Впоследствии семена от перекрестного опыления и от самоопыления помещались в большинстве случаев на влажный песок, на противоположных сторонах большого стеклянного стакана, покрытого стеклянной пластинкой, с перегородкой, разделявшей обе порции; стакан помещался на выступ камина в теплой комнате. Таким образом я мог наблюдать за прорастанием семян. Иногда небольшое число семян прорастало на одной стороне раньше, чем на другой; в этом случае подобные семена удалялись из опыта. Но в тех случаях, когда пара семян проростала одновременно, каждое из проросших семян сажалось на противоположных сторонах горшка, причем в середине горшка по поверхности земли проходила разделяющая перегородка; я продолжал поступать таким образом до тех пор, пока на каждую сторону многих горшков не было посажено от полудюжины до двадцати и более сеянцев точно одного и того же возраста. Если какой-либо из молодых сеянцев заболевал или был каким-либо образом поврежден, он выдергивался и удалялся, равно как и соответствующий ему сеянец на противоположной стороне этого же самого горшка.

Так как для проращивания на песок помещалось большое количество семян, то после отбора пар оставалось много семян, из которых часть находилась в проросшем, тогда как другая в непроросшем состоянии; эти семена высевались густым посевом на противоположных сторонах одного или двух значительно более объемистых горшков, а в иных случаях высевались в виде двух длинных рядов в открытом грунту. В этих случаях происходила наиболее жестокая борьба за существование между сеянцами от перекрестного опыления в одной части горшка и между сеянцами от самоопыления — в другой, равно как и между обеими названными группами растений, которые росли, конкурируя друг с другом, в одном и том же горшке. Большое количество растений вскоре гибло, а наиболее крупные из оставшихся живыми с каждой стороны горшка растений, после того как они вполне вырастали, измерялись. Растения, с которыми я поступал таким образом, находились почти в тех же самых условиях, как и те, которые росли в природных условиях и должны были вести борьбу вплоть до наступления зрелости среди множества конкурентов.

В других случаях за недостатком времени, вместо того, чтобы предоставить семенам возможность прорастать на влажном песке, их сеяли на противоположных сторонах горшков, и измерению подвергались вполне выросшие растения. Но этот метод менее точен, так как иногда семена на одной стороне горшка прорастали раньше, чем на другой. Однако для небольшого числа видов приходилось по необходимости пользоваться этим методом, так как некоторые типы семян при выставлении их на свет плохо прорастали; и это несмотря на то,

что стаканы, в которых они находились, помещались на выступе камина в одной стороне комнаты на известном расстоянии от двух окон, выходивших на северо-восток.*

Земля в горшках, в которые сажались сеянцы или сеялись семена, хорошо перемешивалась для того, чтобы она была однородной по составу. Растения на обеих сторонах горшков поливались всегда в одно и то же время, притом по возможности совершенно одинаково; но даже и в том случае, если бы этого не делалось, вода все равно распределялась бы почти равномерно по обеим сторонам горшков, так как последние были невелики. Растения от перекрестного опыления и от самоопыления отделялись расположенной на поверхности перегородкой, которая всегда располагалась в направлении главного источника света, так что растения на обеих сторонах освещались одинаково. Я считаю, что невозможно поместить две порции растений в более одинаковые условия, чем те, в которых находились мои сеянцы от перекрестного опыления и самоопыления, выращивавшиеся вышеописанным образом.

При сравнении обеих групп я никогда не полагался на одну глазомерную оценку. Обыкновенно тщательно измерялась высота каждого растения на обеих сторонах горшка, причем часто более одного раза, а именно — в молодом возрасте растения, в некоторых случаях повторно в более старшем возрасте и, наконец, в тот момент, когда растение вполне или почти достигло своего окончательного развития. Но в некоторых случаях, которые каждый раз оговорены, за недостатком времени на обеих сторонах горшка измерялось всего одно или два наиболее крупных растения. К этому методу, который нельзя считать надежным, я никогда не прибегал (за исключением случаев с тесно посеянными растениями, выращенными из семян, оставшихся после отбора и высадки пар), если только не казалось, что наиболее высокие растения с каждой стороны дают хорошее представление о средней разнице между растениями обеих сторон. Этот метод имел, однако, крупные преимущества, так как таким образом исключались болезненные и случайно поврежденные растения, равно как и потомство плохо вызревших семян. Когда на обеих сторонах горшка измерялись лишь самые высокие растения, их средняя высота, разумеется, превосходила среднюю высоту всех растений этой стороны, взятых вместе. Но в случае более густо посеянных растений, выращенных из оставшихся семян, средняя высота наиболее высоких растений была ниже таковой для растений, посаженных парами, что вызывалось теми неблагоприятными условиями, которые создавались для них вследствие большой тесноты. Однако для нашей цели — сравнения перекрестноопыленных и самоопыленных растений — абсолютная их высота имеет мало значения.

Так как растения измерялись обычной английской стандартной линейкой, разделенной на дюймы и восьмые дюйма, я считал, что не стоило переводить эти дробные части в десятые. Средние высоты

* Яснее всего это проявлялось у семян *Papaver vagum* и *Delphinium consolida* и менее ясно у семян *Adonis aestivalis* и *Ononis minutissima*. У этих четырех видов редко когда на голом песке прорастало больше одного-двух семян, несмотря на то, что они оставались на нем несколько недель; но когда эти же самые семена помещались на землю в горшках и покрывались тонким слоем песка, они тотчас же прорастали в большом количестве.

вычислялись обычным приблизительным способом — сложением всех полученных при измерении величин и делением полученной суммы на число измеренных растений; получавшиеся при этом величины выражались в целых дюймах и их десятых. Так как различные виды вырастают до различной высоты, то, чтобы облегчить сравнение, я всегда приводил, кроме того, для каждого вида среднюю высоту перекрестноопыленных растений, принимаемую за 100, и вычислял среднюю высоту самоопыленных растений по отношению к этому стандарту. Что касается тесно посаженных растений, выращенных из семян, оставшихся после посадки парами, и среди которых измерению подвергалось лишь несколько наиболее высоких растений каждой стороны, то я считал, что не стоило усложнять результаты приведением средних отдельно для них и отдельно для растений, взятых парами, и поэтому складывал их высоты и таким образом получал одну среднюю величину.

Я долго сомневался, стоит ли приводить результаты измерения для каждого отдельного растения, но решил это делать с той целью, чтобы можно было видеть, что превосходство перекрестноопыленных растений над самоопыленными растениями обычно не зависит от присутствия двух или трех исключительно хорошо развитых растений на одной стороне горшка или от присутствия немногих очень слабо развитых растений — на другой. Хотя многие наблюдатели в общем подчеркивали то обстоятельство, что потомство от перекрестного опыления разновидностей превосходит обе родительские формы, но данные точных измерений ими приведены не были, * и я не встречал никаких наблюдений над действием перекрестного опыления и самоопыления у особей одной и той же разновидности. Кроме того, опыты этого рода требуют такой большой затраты времени — мои опыты продолжались в течение одиннадцати лет, — что представляется маловероятным, чтобы они были вскоре повторены.

Так как измерению было подвергнуто небольшое число растений от перекрестного опыления и самоопыления, то мне было чрезвычайно важно узнать, в какой степени достоверны полученные средние величины. Поэтому я попросил м-ра Гальтона, который приобрел большой опыт в статистических исследованиях, просмотреть некоторые из моих таблиц измерений (общим числом семь), именно таблицы для Ipomoea, Digitalis, *Reseda lutea*, Viola, Limnanthes, Petunia и Zea. Я должен сделать замечание, что если бы мы случайно взяли двенадцать или двадцать человек, принадлежащих к двум национальностям, и подвергли их измерению, то было бы, по моему мнению, слишком неосторожно делать вывод относительно средней высоты представителей обеих национальностей на основании столь небольших чисел. Но в случае с моими растениями, полученными от перекрестного опыления и от самоопыления, дело обстоит несколько иначе, так как они были в точности одного и того же возраста, от начала до конца находились в одних и тех же условиях и происходили от одних и тех же родителей. Когда измерялось всего от двух до шести пар растений, результаты, очевидно, имели лишь малую ценность, либо вовсе не имели цены, если не считать того, что они подтверждали и, в свою очередь, подтверждались

* Сводку этих данных, со ссылками на соответствующие работы, можно найти в моей работе «Variation of Animals and Plants under Domestication», глава XVII, 2-е изд., 1875, т. II, стр. 109. [См. настоящее издание, том 4.]

опытами, проделанными в большем масштабе с другими видами. Я приведу теперь то сообщение о семи таблицах измерений, которое м-р Гальтон весьма любезно написал для меня.

«Я тщательно и многими статистическими методами исследовал результаты измерения растений с целью установить, насколько среднее для многих групп отражает реально существующие отношения в том виде, в каком они должны неизменно обнаруживаться, пока общие условия роста остаются неизмененными. Главные методы, на которых я остановился, легко объяснить, выбрав в качестве примера один из более коротких рядов измеренных растений, например, ряд для *Zea mays*.

Zea mays (молодые растения)

Цифры расположены так, как они приведены у м-ра Дарвина			Цифры расположены согласно их величине: в отдельных горшках		Цифры расположены согласно их величине: в одном ряду		
Столбец I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
	Перекрестноопыленные	Самоопыленные	Перекрестноопыленные	Самоопыленные	Перекрестноопыленные	Самоопыленные	Разница
	Дюймы	Дюймы	Дюймы	Дюймы	Дюймы	Дюймы	Дюймы
Горшок I	$23^4/_8$	$17^3/_8$	$23^4/_8$	$20^3/_8$	$23^4/_8$	$20^3/_8$	$-3^1/_8$
	12	$20^3/_8$	21	20	$23^2/_8$	20	$-3^2/_8$
	21	20	12	$17^3/_8$	23	20	-3
					$22^1/_8$	$18^5/_8$	$-3^4/_8$
Горшок II	22	20	22	20	$22^1/_8$	$18^5/_8$	$-3^4/_8$
	$19^1/_8$	$18^3/_8$	$21^4/_8$	$18^5/_8$	22	$18^3/_8$	$-3^4/_8$
	$21^4/_8$	$18^5/_8$	$19^1/_8$	$18^3/_8$	$21^5/_8$	18	$-3^5/_8$
					$21^4/_8$	18	$-3^5/_8$
Горшок III	$22^1/_8$	$18^5/_8$	$23^2/_8$	$18^5/_8$	21	18	-3
	$20^3/_8$	$15^2/_8$	$22^1/_8$	18	21	$17^3/_8$	$-3^5/_8$
	$18^2/_8$	$16^4/_8$	$21^5/_8$	$16^4/_8$	$20^3/_8$	$16^4/_8$	$-3^7/_8$
	$21^5/_8$	18	$20^3/_8$	$16^2/_8$	$19^1/_8$	$16^2/_8$	$-2^7/_8$
	$23^2/_8$	$16^2/_8$	$18^2/_8$	$15^2/_8$	$18^2/_8$	$15^4/_8$	$-2^6/_8$
					12	$15^2/_8$	$+3^2/_8$
Горшок IV	21	18	23	18	12	$12^6/_8$	$+0^6/_8$
	$22^1/_8$	$12^6/_8$	$22^1/_8$	18			
	23	$15^4/_8$	21	$15^4/_8$			
	12	18	12	$12^6/_8$			

Данные наблюдений в том виде, в каком я получил их, показаны в столбцах II и III, где в них *на первый взгляд*, несомненно, нельзя усмотреть какой-либо правильности. Но как только мы расположим их согласно их величине, так, как это сделано в столбцах IV и V, дело существенно изменится. Мы видим теперь, за немногими исключениями, что в каждом горшке наиболее высокое растение на той стороне, где посажены перекрестноопыленные растения, превосходит наиболее высокое растение на той стороне, где посажены самоопыленные растения, что второе по высоте растение превосходит соответствующее ему второе, третье превосходит третье и т. д. Из пятнадцати случаев, приведенных в таблице, имеется лишь два исключения из этого правила. Мы можем поэтому с уверенностью

утверждать, что ряд перекрестноопыленных растений всегда будет обнаруживать превосходство над рядом самоопыленных растений в пределах тех условий, при которых производился настоящий опыт.

Горшок	Перекрестно-опыленные	Самоопыленные	Разница
I	$18^7/_8$	$19^2/_8$	$+0^3/_8$
II	$20^7/_8$	19	$-1^7/_8$
III	$21^1/_8$	$16^7/_8$	$-4^2/_8$
IV	$19^6/_8$	16	$-3^6/_8$

Теперь о числовой оценке этого превосходства. Средние величины в различных группах настолько несогласны между собой, как показано в только что приведенной таблице, что вполне точная цифровая оценка представляется невозможной. Но возникает соображение, не является ли разница между отдельными горшками по своему значению различием того же самого порядка, что и разница между остальными условиями, под влиянием которых изменялся рост растений. Если это так, то лишь при этом условии можно будет сделать тот вывод, что если объединить все измерения перекрестноопыленных или самоопыленных растений в один ряд, то этот ряд будет статистически правилен. Я попробовал проделать это в графах VI и VII,* где правильность выступает весьма ясно и дает нам право рассматривать приведенные здесь средние величины как вполне достоверные. Я отложил на бумаге результаты этих измерений и сверил их обычным способом, проведя через них от руки кривую, но проверка почти не изменила средних величин, выведенных из первоначальных наблюдений. В настоящем и почти во всех остальных случаях разница между первоначальными и исправленными средними составляет менее 2% их величины. Весьма замечательным совпадением является то, что у семи видов растений, результаты измерения которых я исследовал, отношение между высотами перекрестноопыленных и самоопыленных растений в пяти случаях колеблется в весьма узких пределах. У Zea mays оно равно 100 : 84, а у других оно колеблется в пределах между 100 : 76 и 100 : 86.

Определение варьирования (которое измеряется тем, что носит техническое название «вероятной ошибки») представляет собой задачу более тонкую, чем определение средних величин и, сделав ряд попыток, я сомневаюсь в том, возможно ли получить надежные выводы из этого небольшого числа наблюдений. Мы должны были бы в каждом случае иметь данные измерений, по крайней мере, для пятидесяти растений для того, чтобы быть в состоянии сделать обоснованные выводы. Однако в большинстве случаев вполне очевиден один факт, касающийся изменчивости, хотя и не выраженный у *Zea mays*, именно, что среди самоопыленных растений в большем числе встречаются исключительно мелкие экземпляры, в то время как перекрестноопыленные растения чаще вырастают до своих нормальных размеров.

Те группы случаев, в которых измерения производились на немногих наиболее высоких растениях, росших в рядах, каждый из которых состоял из большого числа растений, очень ясно показывают, что перекрестноопыленные растения превосходят по своей высоте самоопыленные; но эти группы случаев не дают

* [В тексте английского издания напечатано: «в графах VII и VIII», что является явной опечаткой.— *Ред*].

возможности сделать какой-либо вывод касательно средней высоты тех и других растений. Если бы удалось установить, что ряд подчиняется закону ошибки, либо какому-нибудь другому закону, и если бы было известно число особей в ряду, то каждый раз имелась бы возможность восстановить весь ряд в том случае, когда дана какая-либо часть его. Но я нашел, что в рассматриваемом случае неприменим ни один из подобных методов. Неустановленность точного числа растений в каждом ряду не имеет в этом случае большого значения; действительная трудность заключается в том, что мы не знаем точного закона, которому подчиняется ряд. Наблюдения, сделанные над растениями в горшках, не помогают нам установить этот закон, так как наблюдения, сделанные над этого рода растениями, слишком малочисленны, чтобы дать нам возможность сделать что-либо большее, чем только установить с известной степенью достоверности средние члены ряда, к которому они относятся, тогда как случаи, которые мы сейчас рассматриваем, относятся к одному из конечных членов этого ряда. Имеются еще и другие специальные затруднения, в рассмотрение которых здесь нет надобности входить, поскольку уже одно упомянутое выше является полным препятствием».

Одновременно м-р Гальтон прислал мне графические изображения, которые он получил на основании данных измерений, и эти изображения явно образуют вполне правильные кривые. Для кривых Zea и Limnanthes он употребляет слова «очень хорошие». Он вычислил также в семи таблицах среднюю высоту перекрестноопыленных и самоопыленных растений более правильным методом, чем тот, который применял я; именно, он включил высоты, вычисленные согласно правилам статистики, тех немногих растений, которые отмерли до того, как были измерены, между тем как я просто складывал высоты выживших растений, деля сумму на их число. Разница в наших результатах дает большое удовлетворение в одном отношении: средние высоты самоопыленных растений, вычисленные м-ром Гальтоном, ниже моих во всех случаях, за исключением одного, где наши средние одинаковы; а это показывает, что я отнюдь не преувеличил превосходство перекрестноопыленных растений над самоопыленными.

После установления высоты перекрестноопыленных и самоопыленных растений те и другие в некоторых случаях срезались у самой поверхности почвы, и одинаковое число обоих подвергалось взвешиванию. Этот метод сравнения дает поразительные результаты, и я желаю, чтобы его чаще применяли. Наконец, часто регистрировалась бросающаяся в глаза разница в быстроте прорастания перекрестноопыленных и самоопыленных семян, в относительных сроках цветения растений, выращенных из этих семян, в их продуктивности, т. е. числе семенных коробочек, которые давали растения, и в среднем числе семян, содержавшихся в каждой коробочке.

Начиная свои опыты, я не предполагал выращивать перекрестноопыленные и самоопыленные растения дольше одного поколения, но как только растения первого поколения зацвели, я надумал вырастить еще одно поколение и поступал следующим образом. Несколько цветков на одном или большем числе самоопыленных растений снова подвергались самоопылению, и несколько цветков на одном или на большем числе перекрестноопыленных растений опылялись пыльцой с другого перекрестноопыленного растения той же самой группы. Будучи применен с самого начала, этот метод у некоторых видов продолжал

применяться на протяжении десяти последовательных поколений. С семенами и сеянцами я всегда в точности поступал описанным выше образом. Самоопыленные растения, независимо от того, происходили ли они первоначально от одного или от двух материнских растений, подвергались, таким образом, в каждом поколении настолько близко родственному разведению, насколько это было возможно; в этом отношении я не мог уже далее усовершенствовать план моей работы. Но вместо того, чтобы скрещивать одно из перекрестноопыленных растений с другим перекрестноопыленным, я должен был бы опылять самоопыленные растения каждого поколения пыльцой, взятой от неродственного растения, т. е. пыльцой растения, принадлежащего к другой семье или к другой линии того же самого вида и сорта. Во многих случаях это было проделано в качестве дополнительного опыта и дало поразительные результаты. Но план, которого я обычно придерживался, состоял в том, чтобы помещать в условия соревнования и сравнивать в каждом следующем друг за другом поколении перекрестноопыленные растения, которые почти всегда представляли собой потомков более или менее близко родственных растений, с самоопыленными растениями каждого последующего поколения, причем все растения выращивались в весьма сходных условиях. Однако, действуя этим методом, который начал применяться мной по недосмотру, а затем применялся по необходимости, я получил больше сведений, чем в том случае, если бы я всегда опылял самоопыленные растения каждого последующего поколения пыльцой, взятой [от особи] из свежей линии.

Я упомянул, что перекрестноопыленные растения следовавших друг за другом поколений почти всегда были родственны между собой. В том случае, когда цветки обоеполого растения опыляются пыльцой, взятой от другого растения, возникающие этим путем сеянцы можно рассматривать как обоеполых братьев и сестер; а те растения, которые возникли из одной и той же коробочки, близки между собой в такой же степени, в какой близки близнецы, или животные одного помета. Но цветки одного и того же растения в известном смысле являются различными индивидуумами; так как на материнском растении многие цветки опылялись пыльцой, взятой от многих же цветков отцовского растения, то подобные сеянцы будут являться в известном смысле сводными братьями или сестрами, находящимися, однако, в более близком родстве, чем сводные братья и сестры обыкновенных животных. Однако цветки материнского растения обычно опылялись пыльцой, взятой от двух или большего числа других особей, и в этих случаях сеянцы с еще бо́льшим правом могут быть названы сводными братьями и сестрами. Когда два или три материнских растения опылялись, как это часто случалось, пыльцой, взятой от двух или трех отцовских растений (все семена смешивались вместе), то некоторые из сеянцев первого поколения не должны были находиться в каком-либо родстве друг с другом, в то время как многие другие должны были быть настоящими или сводными братьями и сестрами. Во втором поколении большое число сеянцев должно было быть тем, что может быть названо настоящими или сводными двоюродными братьями и сестрами, смешанными с настоящими или сводными братьями и сестрами и с некоторыми растениями, вовсе не имеющими между собой родства. То же будет иметь место и в последующих поколениях, но здесь будут присутствовать также многочисленные братья и сестры второй и более отдаленных

степеней. Таким образом, в позднейших поколениях родственные отношения будут становиться все более и более сложно запутанными, причем большинство растений будет находиться в некоторой степени, а многие из них в близкой степени родства.

Я должен отметить еще только один пункт, но этот пункт является одним из самых важных,— именно тот, что перекрестноопыленные и самоопыленные растения одного и того же поколения помещались в настолько близко сходные и однообразные условия, насколько это было возможно. В различных следовавших друг за другом поколениях растения находились в несколько разных условиях, так как условия различных лет отличались друг от друга и растения выращивались в различные сроки. Но в остальных отношениях все растения ставились в одинаковые условия: их выращивали в горшках в одной и той же искусственно приготовленной почве, поливали в одно и то же время и держали в непосредственной близости друг от друга в одной и той же оранжерее или теплице. Поэтому они не подвергались в продолжение следовавших друг за другом лет столь большим превратностям погоды, каким подвергаются растения, растущие на открытом воздухе.

О некоторых кажущихся и реальных причинах ошибок в моих опытах.— Против таких опытов, как мои, делались возражения, что покрывание растений сеткой, хотя бы и на непродолжительное время, пока они находятся в цвету, может отражаться на их здоровье и плодовитости. Я не наблюдал подобного действия, за исключением одного случая с Myosotis, и возможно, что в этом случае покрывание растения и не было действительной причиной повреждения. Но даже если бы сетка и оказывала слегка неблагоприятное действие, а несомненно, она не оказывала вредного действия в сильной степени, о чем я мог судить по внешнему виду растений, а также и сравнивая их по плодовитости с соседними непокрытыми растениями,— она не могла бы опорочить мои опыты: во всех наиболее важных случаях цветки подвергались как перекрестному опылению, так и самоопылению под сеткой; в этом отношении с ними поступали совершенно одинаковым образом.[8]

Так как невозможно устранить таких мелких, переносящих пыльцу насекомых, как трипс, то цветки, которые предназначались для опыления их собственной пыльцой, могли иногда позже опыляться пыльцой, перенесенной этими насекомыми с другого цветка того же самого растения; но, как мы потом увидим, этого рода перекрестное опыление не оказывает какого-либо действия или, самое большее, оказывает его лишь в слабой степени. Когда два или большее число растений помещались близко друг от друга под одной и той же сеткой, как это часто делалось, была некоторая реальная, хотя и небольшая, опасность, что цветки, которые считались самоопыленными, позже опылялись перекрестно пыльцой, перенесенной трипсами с другого растения. Я сказал, что эта опасность невелика, так как я часто обнаруживал, что растения, самостерильные в том случае, когда пыльца не переносилась насекомыми, оставались стерильными, если несколько растений того же самого вида помещались под одну и ту же сетку. Если, однако, цветки, которые я считал самоопыленными, позже каким-либо образом были перекрестно опылены пыльцой, перенесенной трипсами с другого растения,— в этом случае перекрестноопыленные сеянцы должны были

попасть в число самоопыленных; но следует особенно подчеркнуть, что подобное обстоятельство должно было бы только способствовать уменьшению, а не увеличению превосходства перекрестноопыленных растений над самоопыленными в отношении средней высоты, плодовитости и т. д.

Так как цветки, подвергавшиеся перекрестному опылению, никогда не кастрировались, то, вероятно, — и почти наверно это так и было, — в некоторых случаях мне не удавалось в действительности опылить цветки перекрестно, и позже они самоопылялись естественным путем. Это должно было происходить легче всего у дихогамных видов, так как без специального усилия трудно заметить, готово ли их рыльце к оплодотворению в тот момент, когда открываются пыльники. Но так как цветки во всех случаях защищались от ветра, дождя и доступа насекомых, то пыльца, наносившаяся мною на поверхность рыльца, пока оно было недозрелым, должна была обычно оставаться там до момента созревания рыльца, и цветки должны были тогда опыляться перекрестно, что и соответствовало моим намерениям. Тем не менее, весьма вероятно, что самоопыленные сеянцы этим путем попадали в число перекрестноопыленных сеянцев. Это должно было бы способствовать, как и в первом случае, не преувеличению, а уменьшению общего превосходства перекрестноопыленных растений над самоопыленными.

Ошибки, вытекающие из двух только что названных причин, а также и других, например, из того, что не все семена вполне вызрели, несмотря на то, что прилагались старания избежать этой ошибки, из того, что имелось заболевание или оставшееся незамеченным повреждение некоторых из растений, — должны были в значительной степени элиминироваться в тех случаях, когда измерялись многие перекрестноопыленные и самоопыленные растения и выводилось среднее. Некоторые из этих источников ошибок должны были устраняться также в силу того, что семенам предоставлялась возможность прорастать на поверхности одного лишь влажного песка, и того, что они сажались парами, так как невероятно, чтобы плохо вызревшие и хорошо вызревшие семена, либо больные и здоровые, могли прорастать точно в одно и то же время. Тот же самый результат должен был получаться во многих случаях, в которых на обеих сторонах горшка измерялось лишь небольшое число наиболее высоких, лучше всего развитых и наиболее здоровых растений.

Кёльрейтер и Гертнер * показали, что у некоторых растений для оплодотворения всех семяпочек завязи необходимо большое число (иногда даже 50—60) пыльцевых зерен. Нодэн нашел также для Mirabilis, что если нанести на ее рыльце всего одно или два очень крупных пыльцевых зерна, то растения, выращенные из подобных семян, будут карликовыми. Поэтому я обращал большое внимание на то, чтобы наносить вполне достаточное количество пыльцы и обыкновенно покрывал ею рыльце; однако я не прилагал особых усилий к тому, чтобы нанести в точности одинаковое количество пыльцы на рыльца самоопыленных и перекрестноопыленных цветков. Применив такой способ на протя-

* Gärtner, «Kenntniss der Befruchtung», 1844, стр. 345. Naudin, «Nouvelles Archives du Muséum», т. I, стр. 27.

жении двух сезонов, я вспомнил, что Гертнер считал, хотя и не имея на то прямых доказательств, что избыток пыльцы, быть может, вреден; Спалланцани, Катрфажем и Ньюпортом * было доказано, что у различных животных избыточное количество семенной жидкости полностью препятствует оплодотворению. Поэтому необходимо было установить, влияет ли на фертильность цветков нанесение на рыльце как относительно малого, так и чрезвычайно большого количества пыльцы. В соответствии с этим у шестидесяти четырех цветков *Ipomoea purpurea* на одну сторону крупного рыльца было нанесено очень малое количество пыльцевых зерен, а у других шестидесяти четырех цветков была нанесена большая масса пыльцы на всю поверхность рыльца. В целях видоизменения опыта половина цветков обеих групп бралась на растениях, полученных из самоопыленных семян, а другая половина — на растениях, полученных из перекрестноопыленных семян. Шестьдесят четыре цветка с избытком пыльцы дали в результате шестьдесят одну коробочку, и, за исключением четырех коробочек, из которых каждая содержала лишь по одному плохо развитому семени, остальные содержали в среднем по 5,07 семени на коробочку. Шестьдесят четыре цветка лишь с небольшим количеством пыльцы, нанесенным на одну сторону рыльца, дали шестьдесят три коробочки, и, за исключением одной, давшей, как и в первом варианте, одно слабо развитое семя, остальные содержали в среднем по 5,129 семени. Таким образом, цветки, опыленные малым количеством пыльцы, принесли несколько больше коробочек и семян, чем цветки, опыленные избыточным количеством пыльцы; но разница слишком мала, чтобы иметь какое-либо значение.[9] С другой стороны, семена, развившиеся из цветков, опыленных избыточным количеством пыльцы, были несколько тяжелее семян, развившихся из цветков, опыленных малым количеством пыльцы: 170 таких семян весили 79,67 грана, в то время как 170 семян цветков, опыленных очень малым количеством пыльцы, весили 79,20 грана. Обе порции семян, будучи помещены на влажный песок, не обнаружили разницы в скорости прорастания. Мы можем из этого заключить, что на результатах моих опытов не сказалась небольшая разница в количестве применявшейся для опыления пыльцы, так как во всех случаях пыльца бралась в достаточном количестве.

Порядок, в каком наш предмет будет изложен в настоящей книге, следующий. Вначале, в главах II—VI, будет изложен длинный ряд опытов. Затем будут дополнительно даны таблицы, показывающие в сжатой форме относительную высоту, вес и плодовитость потомства различных перекрестноопыленных и самоопыленных видов. Одна из таблиц показывает поразительные результаты опыления растений, которые в продолжение многих поколений либо самоопылялись, либо опылялись пыльцой растений, содержавшихся все время в совершенно одинаковых условиях, или пыльцой, взятой от растений, принадлежавших к другой линии и находившихся в других условиях. В заключительных главах будут рассмотрены различные близкие вопросы, равно как и вопросы, имеющие общий интерес.

Тому, кто не заинтересован предметом специально, нет необходимости пытаться читать все детали, хотя они имеют, по моему мнению,

* Newport, «Transactions Philosophical Soc.», 1853, стр. 253—258.

некоторую ценность и не могут быть все представлены в обобщенной форме. Но я бы посоветовал читателю рассмотреть в качестве примера опыты с Ipomoea в главе II; к ним можно добавить опыты с Digitalis, Origanum, Viola или с обыкновенной капустой, так как во всех этих случаях перекрестноопыленные растения в заметной степени превосходят самоопыленные, но не совсем одинаковым образом. В качестве примеров, когда самоопыленные растения равны перекрестноопыленным или их превосходят, следует прочесть описание опытов с Bartonia, Canna и обыкновенным горохом; но в последнем случае и, вероятно, в случае с Canna отсутствие превосходства перекрестноопыленных растений над самоопыленными может быть объяснено.

Для опытов были выбраны виды, принадлежащие к далеко отстоящим друг от друга семействам, являющимся обитателями различных стран. В немногих случаях опыты велись с несколькими родами, принадлежащими к одному и тому же семейству, и эти роды сгруппированы вместе, но сами семейства были размещены не согласно естественному порядку, а в том порядке, который более всего соответствовал моей цели. Опыты приведены полностью, так как результаты представляются мне достаточно ценными, чтобы оправдать изложение деталей. Растения, имеющие обоеполые цветки, могут подвергаться более тесному родственному разведению, чем это возможно у высших животных, и поэтому являются весьма удобным объектом для выяснения вопроса о природе и границах благоприятного действия скрещивания и вредного действия близко родственного разведения или самоопыления. Наиболее важное заключение, к которому я пришел, — это то, что один акт скрещивания сам по себе не приносит никакой пользы. Благоприятное действие [скрещивания] зависит от того, что скрещиваемые особи слегка отличаются по своей конституции вследствие того, что их предки подвергались в продолжение многих поколений действию несколько несходных условий, или вследствие того, что мы, по своему незнанию, называем произвольной изменчивостью. Это заключение, как мы потом увидим, тесно связано с различными важными физиологическими проблемами, например, с такими, как выгоды, проистекающие от незначительных изменений в жизненных условиях, а это находится в самой тесной связи с самой жизнью. Оно проливает свет на происхождение обоих полов и на их разделение или совмещение в пределах одной и той же особи и, наконец, на всю проблему гибридизации, которая является одним из самых больших препятствий ко всеобщему признанию и продвижению вперед великого принципа эволюции.[10]

Во избежание недоразумения, я прошу разрешения напомнить, что повсюду в тексте этой книги термин перекрестноопыленное растение, сеянец или семя обозначает происхождение в результате перекрестного опыления, т. е. указывает на то, что данное растение, сеянец или семя произошли из цветка, опыленного пыльцой другого растения того же самого вида, и что термин самоопыленное растение, сеянец или семя обозначает происхождение в результате самоопыления, т. е. указывает на то, что данное растение, сеянец или семя произошли из цветка, опыленного пыльцой из того же самого цветка или иногда, если это оговорено, пыльцой из другого цветка того же самого растения.

ГЛАВА II

CONVOLVULACEAE

Ipomoea purpurea, сравнение высоты и плодовитости у перекрестно- и самоопыленных растений в течение десяти последовательных поколений. — Бóльшая конституциональная сила перекрестноопыленных растений. — Действие на потомство перекрестного опыления между цветками одного и того же растения по сравнению с действием перекрестного опыления между различными особями. — Действие скрещивания со свежей линией. — Потомки самоопыленного растения, получившего название «герой». — Итоговые данные относительно роста, силы и плодовитости следующих друг за другом перекрестно- и самоопыленных поколений. — Небольшое количество пыльцы в пыльниках самоопыленных растений более поздних поколений и стерильность первых образуемых ими цветков. — Однообразная окраска цветков, образуемых самоопыленными растениями. — Преимущество от скрещивания между двумя различными растениями определяется различием их конституции.

Одно растение *Ipomoea purpurea*,[11] или, как его часто называют в Англии, Convolvulus major [большой вьюнок], происходящее из Южной Америки, росло в моей оранжерее. Десять цветков на этом растении были опылены пыльцой из того же цветка, и десять других цветков на том же растении были опылены пыльцой другого растения. Опыление цветков их собственной пыльцой было излишним, так как этот вьюнок в высокой степени самофертилен, но я действовал таким образом для того, чтобы сделать эти опыты соответствующими друг другу во всех отношениях.

Пока цветки молоды, рыльце выдается над пыльниками, и можно было бы думать, что оно не может быть опылено без помощи шмелей, которые часто посещают цветки; но в более позднем возрасте тычинки увеличиваются в длину и их пыльники трутся о рыльце, которое таким образом получает некоторое количество пыльцы. Число семян, продуцированное перекрестно- и самоопыленными цветками, различалось очень мало.

Перекрестно- и самоопыленные семена, полученные вышеупомянутым образом, помещались для проращивания на влажный песок, и в тех случаях, когда пары прорастали одновременно, они высаживались по способу, описанному во введении, на противоположных сторонах двух горшков. Пять пар было посажено таким образом, а все остальные семена, независимо от того, проросли они или нет, были посажены на противоположных сторонах третьего горшка, так что молодые растения на обеих сторонах были здесь тесно скучены и поставлены в условия очень сильной конкуренции. Ко всем растениям, для того, чтобы они обвивались, были поставлены железные или деревянные тычины равного диаметра; как только одно

растение каждой пары достигало верхушки, оба измерялись. В горшок III со скученными растениями было поставлено по одной тычине с каждой стороны, и измерению подвергалось лишь наиболее высокое растение каждой стороны.

Таблица I

(Первое поколение)

№ горшка	Сеянцы перекрестноопыленных растений	Сеянцы самоопыленных растений
	Дюймы	Дюймы
I	$87^4/_8$ $87^4/_8$ 89	69 66 73
II	88 87	$68^4/_8$ $60^4/_8$
III Густой посев; измерялись наиболее высокие растения на каждой стороне [горшка]	77	57
Сумма высот в дюймах	516	394

Средняя высота шести перекрестноопыленных растений равняется здесь 86 дюймам, тогда как средняя высота шести самоопыленных растений равняется лишь 65,66 дюйма, так что по высоте перекрестноопыленные растения относятся к самоопыленным, как 100 к 76. Следует заметить, что эта разница является следствием не того, что отдельные немногочисленные перекрестноопыленные растения были чрезвычайно высоки или что отдельные немногочисленные самоопыленные растения были чрезвычайно низки, но того, что все перекрестноопыленные растения достигали большей высоты, чем соответствующие им растения противоположной стороны. Три пары в горшке I были измерены в два более ранних периода и различие было иногда бо̀льшим, а иногда меньшим, чем при последнем измерении. Интересен тот факт, с которым я встречался во многих других случаях, что одно из самоопыленных растений, когда оно имело около одного фута в высоту, было на один дюйм выше, чем перекрестноопыленное растение; затем, когда оно имело два фута в высоту, оно было на $1^3/_8$ дюйма выше, но в течение десяти последующих дней перекрестноопыленное растение догоняло соответствующее ему растение противоположной стороны и, начиная с этого момента, позже все время сохраняло свое превосходство, пока не превысило соответствующее самоопыленное растение на 16 дюймов.

Пять перекрестноопыленных растений в горшках I и II были покрыты сеткой и образовали 121 коробочку; пять самоопыленных растений дали 84 коробочки, так что числа коробочек относились, как 100 к 69. Из 121 коробочки на перекрестноопыленных растениях 65 получились от цветков, опыленных пыльцой от другого

растения, и эти коробочки содержали в среднем 5,23 семени на коробочку; остальные 56 коробочек самоопылились естественным путем. Из 84 коробочек самоопыленных растений, которые все являлись результатом повторного самоопыления, 55 самоопыленных искусственно (а исследованы были только эти коробочки) содержали в среднем 4,85 семени на коробочку. Следовательно, перекрестноопыленные коробочки при сравнении с самоопыленными коробочками дали урожай семян в отношении 100 : 93. Перекрестноопыленные семена были относительно более тяжелыми, чем семена, полученные в результате самоопыления. Если мы будем учитывать одновременно обе группы данных (т. е. число коробочек и среднее число содержавшихся в них семян), [то увидим,] что перекрестноопыленные растения, по сравнению с самоопыленными, дали урожай в отношении 100 : 64.

Эти перекрестноопыленные растения дали, как уже было указано, 56 самоопыленных естественным путем коробочек, а самоопыленные растения образовали 29 самоопыленных естественным путем коробочек. Первые содержали в среднем число семян, относившееся к среднему числу семян последних, как 100 : 99.

В горшке III, на противоположных сторонах которого было посеяно большое число перекрестно- и самоопыленных семян и сеянцы были поставлены в условия конкуренции друг с другом, перекрестноопыленные растения не обнаружили вначале большого превосходства. Одно время самое высокое перекрестноопыленное растение было высотой в $25^1/_8$ дюйма, а самое высокое самоопыленное растение — в $21^3/_8$. Но впоследствии разница стала значительно большей. Растения на обеих сторонах вследствие такой скученности были слабо развиты. Цветкам была дана возможность опыляться естественным путем под сеткой; перекрестноопыленные растения дали тридцать семь коробочек, самоопыленные растения — только восемнадцать, что дает отношение 100 : 47. Первые содержали в среднем 3,62 семени на коробочку, а последние 3,38 семени, что составляет отношение 100 : 93. Если объединить эти данные (т. е. число коробочек и среднее число семян), [то будет видно,] что скученные перекрестноопыленные растения дали семена по сравнению с самоопыленными в отношении 100 : 45. Эти последние семена, однако, были определенно тяжелее, чем семена из коробочек перекрестноопыленных растений: сотня первых весила 41,64 грана, а сотня вторых 36,79 грана; и это было, вероятно, следствием того, что меньшее число коробочек, образованное самоопыленными растениями, находилось в лучших условиях питания. Мы видим, таким образом, что перекрестноопыленные растения в этом первом поколении, как в том случае, когда они растут при благоприятных условиях, так и в том, когда они, вследствие большой скученности, растут в неблагоприятных условиях, сильно превосходили самоопыленные растения по высоте и по числу образованных коробочек и в незначительной степени по числу семян на одну коробочку.

Перекрестно- и самоопыленные растения второго поколения. — Цветки перекрестноопыленных растений последнего поколения (таблица I) были опылены пыльцой других растений того же самого поколения, а цветки самоопыленных растений были опылены пыльцой из того же самого цветка. С полученными таким путем семенами я поступал во всех отношениях так же, как и прежде, и в таблице II помещены результаты измерений [см. табл. II, стр. 284].

Здесь снова каждое единичное перекрестноопыленное растение выше соответствующего ему растения противоположной стороны. Самоопыленное растение в горшке I, которое под конец достигло необычной высоты в $80^4/_8$ дюйма, было в течение долгого времени выше, чем соответствующее ему перекрестноопыленное растение, однако под конец было превзойдено им. Средняя высота шести перекрестноопыленных растений равняется 84,16 дюйма, в то время как средняя высота шести самоопыленных растений равняется 66,33 дюйма, что дает отношение 100 : 79.

Таблица II

(Второе поколение)

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	87	$67^{4}/_{8}$
	83	$68^{4}/_{8}$
	83	$80^{4}/_{8}$
II	$85^{4}/_{8}$	$61^{4}/_{8}$
	89	79
	$77^{4}/_{8}$	41
Сумма высот в дюймах	505	398

Перекрестно- и самоопыленные растения третьего поколения. — Семена от перекрестноопыленных растений последнего поколения (таблица II), снова перекрестноопыленных, и от самоопыленных растений, подвергшихся снова самоопылению, были поставлены во всех отношениях в точности в те же условия, как и раньше, причем результаты были следующие:

Таблица III

(Третье поколение)

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	74	$56^{4}/_{8}$
	72	$51^{4}/_{8}$
	$73^{4}/_{8}$	54
II	82	59
	81	30
	82	66
Сумма высот в дюймах	464,5	317,0

Опять все перекрестноопыленные растения являются более высокими, чем соответствующие им растения противоположной стороны; их средняя высота равняется 77,41 дюйма, тогда как средняя высота самоопыленных равняется 52,83 дюйма, что составляет отношение 100 : 68.

Я уделил большое внимание плодовитости растений этого третьего поколения. Тридцать цветков перекрестноопыленных растений было опылено пыльцой от других перекрестноопыленных растений того же поколения, и двадцать шесть коробочек, полученных таким путем, содержали каждая в среднем 4,73 семени; между тем, тридцать цветков самоопыленных растений, опыленных пыльцой из того же цветка, дали двадцать три коробочки, каждая из которых содержала 4,43 семени. Таким образом, среднее число семян перекрестноопыленных коробочек относилось к среднему числу семян самоопыленных коробочек, как 100 : 94. Сто перекрестноопыленных семян весили 43.27 грана, в то время как сто самоопыленных семян весили только 37,63 грана. Многие из этих более легких самоопыленных семян, будучи помещены на влажный песок, проросли ранее перекрестноопыленных; так, из первых проросло тридцать шесть, в то время как из последних, или перекрестноопыленных, лишь тринадцать семян. В горшке I три перекрестноопыленных растения дали естественным путем под сеткой (кроме двадцати шести искусственно перекрестноопыленных коробочек) семьдесят семь самоопыленных коробочек, содержавших в среднем 4,41 семени; в то же время три самоопыленных растения дали естественным путем (кроме двадцати трех искусственно самоопыленных коробочек) лишь двадцать девять самоопыленных коробочек, содержавших в среднем 4,14 семени. Следовательно, средние числа семян в двух группах естественным путем самоопыленных коробочек относились друг к другу, как 100 : 94. Если принять во внимание число коробочек вместе со средним числом семян, то оказывается, что перекрестноопыленные растения (самоопылившиеся естественным путем) дали семена по сравнению с самоопыленными растениями (самоопылившимися естественным путем) в отношении 100 : 35. Каким бы методом ни сравнивать плодовитость этих растений, перекрестноопыленные растения более плодовиты, чем самоопыленные.

Я испытывал многими путями сравнительную мощность и силу роста перекрестно- и самоопыленных растений этого третьего поколения. Так, четыре самоопыленных, только что проросших семени были посажены на одной стороне горшка, и через сорокавосьмичасовой промежуток четыре перекрестноопыленных семени, находившихся в одинаковом состоянии прорастания, были посажены на противоположной стороне; горшок держали в теплице. Я думал, что преимущество, данное таким образом самоопыленным сеянцам, будет настолько большим, что они никогда не будут превзойдены перекрестноопыленными растениями. Они не были превзойдены до тех пор, пока все не выросли до высоты 18 дюймов; степень, до которой они под конец были превзойдены, показана в приводимой ниже таблице (IV). Мы видим здесь, что средняя высота четырех перекрестноопыленных растений равна 76,62, а четырех самоопыленных растений — 65,87 дюйма, что дает отношение 100 : 86, следовательно, меньшее, чем когда обе стороны начинали свой рост в равных условиях [см. табл. IV, стр. 286].

Перекрестно- и самоопыленные семена третьего поколения были также высеяны на открытом воздухе в конце лета, следовательно, при неблагоприятных условиях, и каждой группе растений, для того чтобы они вились, было поставлено по одной тычине. Обе группы были достаточно удалены друг от друга для того, чтобы каждая из них не мешала другой; почва была свободна от сорняков. Как только растения были убиты первым морозом (в отношении морозостойкости разницы между ними не наблюдалось), было найдено, что два наиболее высоких перекрестноопыленных растения имели 24,5 и 22,5 дюйма в высоту, тогда как два наиболее высоких самоопыленных растения имели лишь 15 и 12,5 дюйма в высоту, что дает отношение 100 : 59.

Я высеял также в то же самое время две порции тех же семян в тенистой и заросшей сорняками части сада. Перекрестноопыленные сеянцы сначала выглядели

наиболее здоровыми, но они обвились вокруг тычины лишь до высоты в $7^1/_4$ дюйма; однако самоопыленные совсем не были способны виться, и самое высокое из них имело лишь $3^1/_2$ дюйма в высоту.

Наконец, две порции тех же самых семян были высеяны посреди гряды, занятой сильно растущей Iberis. Сеянцы взошли, но все самоопыленные скоро погибли, за исключением одного, который никогда не вился и достиг высоты лишь

Таблица IV

(Третье поколение; самоопыленные растения были посажены на 48 часов раньше)

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
III	$78^4/_8$	$73^4/_8$
	$77^4/_8$	53
	73	$61^4/_8$
	$77^4/_8$	$75^4/_8$
Сумма высот в дюймах	306,5	263,5

в 4 дюйма. С другой стороны, многие из перекрестноопыленных сеянцев выжили, и некоторые обвили стебли Iberis на высоту 11 дюймов. Эти случаи доказывают, что перекрестноопыленные сеянцы имеют огромное преимущество перед самоопыленными как тогда, когда они растут изолированно, при очень неблагоприятных условиях, так и в том случае, когда они поставлены в условия конкуренции друг с другом или с другими растениями, как это должно иметь место в естественных условиях.

Перекрестно- и самоопыленные растения четвертого поколения. — Сеянцы, полученные, как и прежде, от перекрестноопыленных и самоопыленных растений третьего поколения, приведенных в таблице III, дали следующие результаты [см. табл. V, стр. 287].

Здесь средняя высота семи перекрестноопыленных растений равняется 69,78 дюйма, а средняя высота семи самоопыленных растений равняется 60,14, что дает отношение 100 : 86. Эта разница, меньшая по сравнению с разницей, наблюдавшейся в первых поколениях, может быть приписана тому, что растения были выращены в середине зимы, и, следовательно, тому, что они не росли сильно, на что указывал их общий вид и то, что многие из них никогда не достигали верхушек тычин. В горшке II одно из самоопыленных растений было в течение долгого времени на два дюйма выше соответствующего ему растения противоположной стороны, но было в конце концов превзойдено им, так что все перекрестноопыленные растения превосходили по высоте соответствующие им растения противоположной стороны. Из двадцати восьми коробочек, образованных перекрестноопыленными растениями, которые были опылены пыльцой другого растения, каждая содержала в среднем по 4,75 семени; из двадцати семи самоопыленных коробочек от самоопыленных растений каждая содержала в среднем по 4,47 семени; таким образом, количество семян в перекрестноопыленных относилось к количеству семян в самоопыленных коробочках, как 100 : 94.

Некоторые из тех же самых семян, из которых были выращены растения, представленные в таблице V, были посажены после того, как они проросли на влажном песке, в квадратную кадку, в которой в течение долгого времени культивировался крупный экземпляр Brugmansia. Почва была чрезвычайно бедной и заполненной корнями; шесть перекрестноопыленных семян было посажено в одном углу и шесть самоопыленных семян в противоположном углу. Все сеянцы, выращенные из

ТАБЛИЦА V

(Четвертое поколение)

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	84	80
	47	$44^1/_2$
II	83	$73^1/_2$
	59	$51^1/_2$
III	82	$56^1/_2$
	$65^1/_2$	63
	68	52
Сумма высот в дюймах	488,5	421,0

последних семян, скоро погибли, за исключением одного, и этот сеянец достиг в высоту всего $1^1/_2$ дюйма. Из перекрестноопыленных растений три выжили, и они выросли до высоты $2^1/_2$ дюйма, но не были способны виться вокруг тычины; тем не менее, к моему удивлению, они дали несколько небольших, чахлых цветков. Таким образом, перекрестноопыленные растения имели решительное преимущество над самоопыленными растениями при этих крайне неблагоприятных условиях.

Перекрестно- и самоопыленные растения пятого поколения. — Эти растения были выведены тем же путем, как и прежде, и по измерении дали следующие результаты [см. табл. VI, стр. 288].

Средняя высота шести перекрестноопыленных растений равна 82,54 дюйма, а средняя высота шести самоопыленных растений — 62,33 дюйма, что дает отношение 100 : 75. Каждое перекрестноопыленное растение по высоте превосходило соответствующее ему самоопыленное растение противоположной стороны. В горшке I среднее растение на стороне с перекрестноопыленными растениями было в раннем возрасте слегка повреждено от удара и было в течение некоторого времени превзойдено соответствующим ему растением противоположной стороны, но в конце концов восстановило обычное превосходство. Перекрестноопыленные растения дали естественным путем значительно больше коробочек, чем растения самоопыленные; коробочки первых содержали в среднем 3,37 семени, тогда как у последних содержалось лишь 3,0 семени на коробочку, что составляет отношение 100 : 89. Но если принять во внимание только искусственно опыленные коробочки, то коробочки от перекрестноопыленных растений, снова опыленных

перекрестно, содержали в среднем 4,46 семени, тогда как коробочки от самоопыленных растений, снова подвергнутых самоопылению, содержали 4,77 семени. Таким образом, самоопыленные коробочки были более плодовитыми, и этому необыкновенному факту я не могу найти объяснения.

Таблица VI

(Пятое поколение)

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	96	73
	86	78
	69	29
II	84	51
	84	84
	$76^1/_4$	59
Сумма высот в дюймах	495,25	374,00

Перекрестно- и самоопыленные растения шестого поколения. — Эти растения были выращены обычным путем и дали результаты, приведенные в таблице VII. Я должен сказать, что первоначально было восемь растений на каждой стороне, но так как два из самоопыленных растений стали чрезвычайно болезненными и не достигли даже приближенно своей полной высоты, то эти растения, как и соответствующие им растения противоположной стороны, были исключены из опыта. Если бы они были сохранены, то это ошибочно увеличило бы превосходство перекрестноопыленных растений над самоопыленными по их средней высоте. Подобным же образом я поступал в небольшом числе других случаев, когда одно из двух растений, составлявших пару, становилось явно нездоровым [табл. VII, стр. 289].

Средняя высота шести перекрестноопыленных растений равна здесь 87,5, а средняя высота шести самоопыленных растений 63,16 дюйма, что дает отношение 100 : 72. Эта большая разница была, главным образом, следствием того, что большинство из растений, особенно самоопыленные, к моменту окончания роста стали нездоровыми и подверглись жестокому нападению тли. По этой причине нельзя сделать никакого заключения касательно их относительной плодовитости. В этом поколении мы имеем первый пример самоопыленного растения в горшке II, превосходящего (хотя лишь на полдюйма) соответствующее ему перекрестноопыленное растение противоположной стороны. Полностью эта победа была одержана после долгой борьбы. Сначала самоопыленное растение было на много дюймов выше соответствующего ему растения противоположной стороны, но когда последнее имело $4^1/_2$ фута в высоту, они сравнялись по высоте, затем перекрестноопыленное стало немного выше самоопыленного растения, но было в конце концов превзойдено им на полдюйма, как показано в таблице. Я был так сильно изумлен этим случаем, что сохранил самоопыленные семена этого растения, которое я буду называть «героем», и экспериментировал с его потомками, как это будет описано позже.

Кроме растений, включенных в таблицу VII, девять перекрестноопыленных и девять самоопыленных растений той же группы были выращены в двух других горшках, IV и V. Эти горшки держались в теплице, но за недостатком места, в то время, когда растения были молодыми, их внезапно во время очень холодной

Таблица VII

(Шестое поколение)

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	93	50 1/2
	91	65
II	79	50
	86 1/2	87
	88	62
III	87 1/2	64 1/2
Сумма высот в дюймах	525	379

погоды переместили в наиболее холодную часть теплицы. Все они сильно пострадали и вполне больше уже не оправились. Через четырнадцать дней только два из девяти самоопыленных сеянцев были живы, тогда как из перекрестноопыленных выжило семь растений. Самое высокое из этих последних к моменту измерения имело 47 дюймов в высоту, тогда как более высокое из двух выживших самоопыленных растений имело только 32 дюйма. Здесь снова мы видим, насколько более сильными являются перекрестноопыленные растения по сравнению с самоопыленными.

Перекрестно- и самоопыленные растения седьмого поколения. — Эти растения были выращены, как и прежде, и по измерении дали следующие результаты [см. табл. VIII, стр. 290].

Каждое из этих девяти перекрестноопыленных растений выше соответствующего ему растения противоположной стороны, хотя в одном случае всего на три четверти дюйма. Их средняя высота равняется 83,94 дюйма, а средняя высота самоопыленных растений — 68,25 дюйма, что дает отношение 100 : 81. Эти растения, после того как они достигли своей окончательной высоты, сильно заболели и подверглись заражению тлей как раз в тот момент, когда завязывались семена, так что многие из коробочек не развились. Вследствие этого о сравнительной плодовитости обеих групп растений сказать ничего нельзя.

Перекрестно- и самоопыленные растения восьмого поколения. — Как только что было упомянуто, растения последнего поколения, от которых произошли растения рассматриваемого поколения, были очень нездоровыми и их семена имели необыкновенно малые размеры, и этим, вероятно, объясняется то, что как следствие ненормального преждевременного роста [растений из таких семян] обе группы вели себя иначе, чем в каком-либо из предыдущих или последующих поколений. Многие из самоопыленных семян проросли ранее перекрестноопыленных, и такие

семена были, конечно, исключены из опыта. Когда перекрестноопыленные сеянцы таблицы IX достигли 1—2 футов высоты, все они или почти все были ниже соответствующих им самоопыленных растений противоположной стороны, но не были тогда измерены. Когда они достигли средней высоты 32,28 дюйма, средняя высота самоопыленных растений была равна 40,68, что дает отношение 100 : 122. Кроме

Таблица VIII

(Седьмое поколение)

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$84^4/_8$ $84^6/_8$ $76^2/_8$	$74^6/_8$ 84 $55^4/_8$
II	$84^4/_8$ 90 $82^2/_8$	65 $51^2/_8$ $80^4/_8$
III	83 86	$67^6/_8$ $60^2/_8$
IV	$84^2/_8$	$75^2/_8$
Сумма высот в дюймах	755,50	614,25

того, каждое из самоопыленных растений, за единственным исключением, превосходило соответствующее ему перекрестноопыленное растение противоположной стороны. Когда, однако, перекрестноопыленные растения выросли до средней высоты в 77,56 дюйма, последняя как раз в этот момент превышала (именно на 0,7 дюйма) среднюю высоту самоопыленных растений, но два из последних все еще были более высокими, чем соответствующие им перекрестноопыленные растения противоположной стороны. Я был так сильно удивлен этим случаем, что привязал веревку к верхушкам тычин и таким образом дал растениям возможность виться вверх. Когда их рост завершился, они были расплетены, выпрямлены и измерены. Как можно видеть из таблицы IX [стр. 291], перекрестноопыленные растения теперь почти восстановили свое обычное превосходство.

Средняя высота восьми перекрестноопыленных растений равна здесь 113,25 дюйма, а средняя высота самоопыленных растений 96,65 дюйма, что дает отношение 100 : 85. Тем не менее, два из самоопыленных растений, как можно видеть из таблицы, все еще были выше соответствующих им перекрестноопыленных растений противоположной стороны. Последние явно имели более толстые стебли и значительно большее число боковых ветвей и выглядели в общем более сильными, чем самоопыленные растения, и большей частью цвели раньше их. Более ранние цветки, образованные этими самоопыленными растениями, не завязали коробочек,

и их пыльники содержали лишь небольшое количество пыльцы; но к этому вопросу я еще вернусь. Тем не менее, коробочки, образованные двумя другими самоопыленными растениями той же группы, не включенными в таблицу IX, росту которых в высшей степени благоприятствовало нахождение их в отдельных горшках, содержали высокое среднее число, именно 5,1 семени на коробочку.

Таблица IX

(*Восьмое поколение*)

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	111 6/8	96
	127	54
	130 6/8	93 4/8
II	97 2/8	94
	89 4/8	125 6/8
III	103 6/8	115 4/8
	100 6/8	84 6/8
	147 4/8	109 6/8
Сумма высот в дюймах	908,25	773,25

Перекрестно- и самоопыленные растения девятого поколения. — Растения этого поколения были выращены совершенно таким же образом, как и раньше. Полученные результаты показаны в таблице X [стр. 292].

Четырнадцать перекрестноопыленных растений имели в среднем 81,39 дюйма в высоту, а четырнадцать самоопыленных растений — 64,07, что дает отношение 100 : 79. Одно самоопыленное растение в горшке III превосходило, а одно растение в горшке IV равнялось соответствующим им растениям противоположной стороны. Самоопыленные растения не обнаружили признаков наследования раннего развития, [наблюдавшегося] у их родителей. Повидимому, [у последних] это происходило от ненормального состояния семян, обусловленного болезненностью их родительских растений. Четырнадцать самоопыленных растений дали только сорок коробочек, самоопыленных естественным путем; к ним нужно еще прибавить семь коробочек, завязавшихся в результате искусственного самоопыления десяти цветков. С другой стороны, четырнадцать перекрестноопыленных растений образовали 152 самоопыленные естественным путем коробочки, а тридцать шесть цветков на этих растениях были опылены перекрестно, дав тридцать три коробочки, и эти цветки образовали бы, вероятно, около тридцати самоопыленных естественным путем коробочек. Следовательно, равное число перекрестно- и самоопыленных растений образовало бы коробочки примерно в отношении 182 : 47, или в отношении 100 : 26. Другое явление было хорошо выражено в этом поколении, но я думаю, что оно проявлялось в слабой степени уже и ранее, именно то, что большинство цветков самоопыленных растений было несколько уродливо. Уродливость состояла в том, что венчик был неправильно расщеплен, так что не мог раскрываться надлежащим образом, и имел одну или две слегка листовидные,

окрашенные и плотно соединенные с венчиком тычинки. Я наблюдал эту уродливость у перекрестноопыленных растений всего на одном цветке. Самоопыленные растения при условии хорошего питания почти наверное через некоторое число поколений образовали бы махровые цветки, так как они уже стали до некоторой степени стерильными. *

Таблица X
(*Девятое поколение*)

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	83 4/8	57
	85 4/8	71
	83 4/8	48 3/8
II	83 2/8	45
	64 2/8	43 6/8
	64 3/8	38 4/8
III	79	63
	88 1/8	71
	61	89 4/8
IV	82 4/8	82 4/8
	90	76 1/8
V Густой посев	89 4/8	67
	92 4/8	74 2/8
	92 4/8	70
Сумма высот в дюймах	1139,5	897,0

Перекрестно- и самоопыленные растения десятого поколения. — Шесть растений были получены обычным путем от повторного скрещивания перекрестноопыленных растений последнего поколения (табл. X) и от повторного самоопыления самоопыленных растений. Так как одно из перекрестноопыленных растений из горшка I следующей таблицы сильно заболело и имело сморщенные листья и с трудом образовало несколько коробочек, то оно и соответствующее ему самоопыленное растение противоположной стороны были вычеркнуты из таблицы [см. табл. XI, стр. 293].

Пять перекрестноопыленных растений имели в среднем 93,7 дюйма в высоту, а пять самоопыленных лишь 50,4, что дает отношение 100 : 54. Эта разница, однако, настолько велика, что должна рассматриваться как до некоторой степени случайная. Шесть перекрестноопыленных растений (включая и одно больное растение) произвели естественным путем 101 коробочку, а шесть самоопыленных ра-

* См. по этому вопросу «Variation of Animals and Plants under Domestication», гл. XVIII, 2-е изд., т. II, стр. 152. [См. настоящее издание, том 4].

стений — 88, причем последние были образованы, главным образом, одним из растений. Но так как сюда включено заболевшее растение, которое едва дало несколько семян, то отношение 100 : 88 не дает правильного представления об относительной плодовитости обеих групп. Стебли шести перекрестноопыленных растений выглядели значительно лучше стеблей шести самоопыленных растений, и

Таблица XI

(*Десятое поколение*)

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$92^3/_8$	$47^2/_8$
	$94^4/_8$	$34^6/_8$
II	87	$54^4/_8$
	$89^5/_8$	$49^2/_8$
	105	$66^2/_8$
Сумма высот в дюймах	468,5	252,0

после того, как коробочки были собраны и большая часть листьев опала, они были взвешены. Стебли перекрестноопыленных растений весили 2,693 грана, в то время как стебли самоопыленных растений весили всего 1,173 грана, что дает отношение 100 : 44; но так как сюда включено больное и карликовое перекрестноопыленное растение, то превосходство первых по весу было на самом деле еще бо́льшим.

Действие на потомство перекрестного опыления между различными цветками одного и того же растения вместо перекрестного опыления между разными особями.— Во всех предыдущих опытах сеянцы из цветков, опыленных пыльцой другого растения (хотя в последних поколениях более или менее близко родственного), были поставлены в условия конкуренции с потомством самоопыленных цветков и почти неизменно заметно превосходили их по высоте. Вследствие этого я хотел установить, даст ли перекрестное опыление между двумя цветками одного и того же растения превосходство над потомством цветков, опыленных своею собственной пыльцой. Я достал свежие семена и вырастил два растения, которые были покрыты сеткой; многие из их цветков были опылены пыльцой другого цветка того же самого растения. Двадцать девять коробочек, образовавшихся таким путем, содержали средним числом 4,86 семени на коробочку, и сто этих семян весили 36,77 грана. Многие другие цветки были опылены своей собственной пыльцой, и двадцать шесть образованных этим путем коробочек содержали в среднем по 4,42 семени на коробочку, сто штук которых [семян] весили 42,61 грана. Таким образом, перекрестное опыление этого рода, повидимому, слегка повысило число семян на коробочку, именно в отношении 100 : 91; но эти перекрестноопыленные семена были легче самоопыленных в отношении 86 : 100. Однако, исходя из других

ТАБЛИЦА XII

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	82	$77^4/_8$
	75	87
	65	64
	76	$87^2/_8$
II	$78^4/_8$	84
	43	$86^4/_8$
	$65^4/_8$	$90^4/_8$
III	$61^2/_8$	86
	85	$69^4/_8$
	89	$87^4/_8$
IV	83	$80^4/_8$
	$73^4/_8$	$88^4/_8$
	67	$84^4/_8$
V	78	$66^4/_8$
	$76^6/_8$	$77^4/_8$
	57	$81^4/_8$
VI	$70^4/_8$	80
	79	$82^4/_8$
	$79^6/_8$	$55^4/_8$
VII	76	77
	$84^4/_8$	$83^4/_8$
	79	$73^4/_8$
VIII	73	$76^4/_8$
	67	82
	83	$80^4/_8$
IX	$73^2/_8$	$78^4/_8$
	78	$67^4/_8$
X Густой посев	34	$82^4/_8$
	82	$36^6/_8$
	$84^6/_8$	$69^4/_8$
	71	$75^2/_8$
Сумма высот в дюймах	2270,25	2399,75

наблюдений, я сомневаюсь, являются ли эти результаты вполне надежными. Две группы семян после прорастания на песке были посажены парами на противоположных сторонах девяти горшков и были подвергнуты действию совершенно тех же условий, что и растения в предшествующих опытах. Остальные семена, из которых некоторые находились в состоянии прорастания, а другие нет, были посеяны на противоположных сторонах большого горшка (X); четыре наиболее высоких растения на каждой стороне этого горшка были измерены. Результаты показаны в таблице XII [стр. 294].

Средняя высота тридцати одного перекрестноопыленного растения равняется 73,23 дюйма, а средняя высота тридцати одного самоопыленного растения—77,41 дюйма, что дает отношение 100 : 106. Если рассматривать каждую пару в отдельности, то можно заметить, что из перекрестноопыленных растений лишь тринадцать, а из самоопыленных растений восемнадцать превосходили соответствующие им растения противоположной стороны. Отмечались растения, зацветавшие первыми в каждом из горшков; лишь два из перекрестноопыленных зацвели раньше одного из самоопыленных в том же горшке, тогда как восемь из самоопыленных зацвели раньше. Отсюда явствует, что перекрестноопыленные растения несколько уступают по высоте и по сроку цветения самоопыленным. Но эти перекрестноопыленные растения уступали самоопыленным по высоте столь мало, именно в отношении 100 : 106, что я очень сомневался бы в этом, если бы я не срезал все растения (за исключением густо посеянных растений горшка X) у самой земли и не взвесил бы их. Двадцать семь перекрестноопыленных растений весили $16^1/_2$ унции, а двадцать семь самоопыленных растений — $20^1/_2$ унции, что дает отношение 100 : 124.

Одно самоопыленное растение того же происхождения, что и растения, приведенные в таблице XII, было воспитано в отдельном горшке с другой целью; оно оказалось частично стерильным, так как пыльники содержали очень мало пыльцы. Несколько цветков этого растения было опылено небольшим количеством пыльцы, которую удалось извлечь из других цветков того же растения, а другие цветки были самоопылены. Из семян, полученных таким путем, были выращены четыре перекрестноопыленных и четыре самоопыленных растения, которые были посажены обычным способом на противоположных сторонах двух горшков. Все эти четыре перекрестноопыленных растения по высоте были ниже соответствующих им растений на противоположной стороне; они имели в среднем 78,18 дюйма, тогда как четыре самоопыленных растения имели в среднем 84,8 дюйма, или отношение между ними было 100 : 108. * Этот случай, следовательно, подтверждает предыдущий. Сопоставляя все данные, мы должны притти к заключению, что эти самым тесным образом самоопыленные растения имели несколько более высокий рост, были тяжелее и обычно цвели раньше растений, происшедших от перекрестного опыления между двумя цветками одного и того же растения. Эти последние растения представляют, таким образом, удивительный контраст с растениями, происшедшими от перекрестного опыления между двумя различными особями.[19]

* С одного из этих самоопыленных растений, самоопылившегося естественным путем, я собрал двадцать четыре коробочки, и они содержали в среднем лишь 3,2 семени на коробочку; таким образом, это растение, очевидно, частично унаследовало стерильность своего родителя.

Действие на потомство скрещивания с другой, или свежей линией,[13] *принадлежащей к тому же сорту.* — Из рассмотрения двух предыдущих серий опытов мы видим: во-первых, благоприятное действие в течение многих последовательных поколений скрещивания между различающимися между собой растениями, хотя эти растения были до некоторой степени родственны между собой и росли почти в одних и тех же условиях; во-вторых, полное отсутствие такого благоприятного действия от скрещивания между цветками одного и того же растения; сравнение в обоих случаях делалось с потомством цветков, опыленных своею собственной пыльцой. Опыты, которые будут приведены теперь, показывают, как могущественно и благотворно действует на растения, которые скрещивались между собой в течение многих последовательных поколений и содержались все время почти в однородных условиях, скрещивание с другим растением, принадлежащим к тому же сорту, но к другой семье или линии, росшей в иных условиях.

Многие цветки перекрестноопыленных растений девятого поколения, приведенного в таблице X, были опылены пыльцой от другого перекрестноопыленного растения той же группы. Сеянцы, полученные таким образом, составляли десятое перекрестноопыленное между собой поколение, и я буду называть их «*перекрестноопыленными между собой растениями*». Многие другие цветки на этих же самых перекрестноопыленных растениях девятого поколения были опылены (не будучи кастрированы) пыльцой, взятой от растений того же сорта, но принадлежащих к другой семье, которая росла в отдаленном саду в Колчестере и, следовательно, при несколько отличающихся условиях. Коробочки, полученные от этого скрещивания, содержали, к моему удивлению, меньшее количество и более легкие семена, чем коробочки от перекрестноопыленных между собой растений, но это, я думаю, являлось случайностью. Выращенные из них сеянцы я буду называть «*опыленные колчестерской* [*линией*]». Обе группы семян, после того как они проросли на песке, были посажены обычным путем на противоположных сторонах пяти горшков, а остальные семена, вне зависимости от того, находились они или нет в проросшем состоянии, были густо посеяны на противоположных сторонах очень большого горшка (№ VI в табл. XIII). Из шести горшков в трех, после того как молодые растения обвили на небольшом протяжении свои тычины, одно из растений, опыленных колчестерской линией, было значительно выше, чем какое-либо из перекрестноопыленных между собой растений на противоположной стороне того же горшка, а в трех других горшках растения, опыленные колчестерской линией, были несколько выше. Я должен указать, что два из растений, опыленных колчестерской линией, в горшке IV, достигнув около двух третей своего роста, сильно заболели и вместе с перекрестноопыленными между собой растениями противоположной стороны были выброшены. Оставшиеся девятнадцать растений, когда они почти вполне закончили свой рост, были измерены. Результаты измерений были таковы [см. табл. XIII, стр. 297].

У шестнадцати из этих девятнадцати пар растение, опыленное колчестерской линией, превосходило по высоте перекрестноопыленное растение противоположной стороны. Средняя высота растения, опыленного колчестерской линией, равняется 84,03 дюйма, а средняя высота перекрестноопыленного растения равна 65,78 дюйма, что дает отношение 100 : 78. Что же касается плодовитости обеих групп, то было слишком затруднительно собрать и сосчитать коробочки со всех растений; поэтому я выбрал два лучших горшка, V и VI; в этих горшках растения, опыленные колчестерской линией, дали 269 зрелых и полузрелых коробочек, тогда как равное число перекрестноопыленных растений дало только

154 коробочки, что составляет отношение 100 : 57. По весу коробочки растений, опыленных колчестерской линией, относились к коробочкам перекрестноопыленных растений, как 100 : 51; таким образом, первые, вероятно, содержали несколько большее среднее число семян.

Таблица XIII

№ горшка	Растения, опыленные колчестерской линией	Перекрестноопыленные между собой растения десятого поколения
	Дюймы	Дюймы
I	87	78
	$87^4/_8$	$68^4/_8$
	$85^1/_8$	9[illegible]$^4/_8$
II	$93^6/_8$	60
	$85^4/_8$	$87^2/_8$
	$90^5/_8$	$45^4/_8$
III	$84^2/_8$	$70^1/_8$
	$92^4/_8$	$81^6/_8$
	85	$86^2/_8$
IV	$95^6/_8$	$65^1/_8$
V	$90^4/_8$	$85^6/_8$
	$86^6/_8$	63
	84	$62^6/_8$
VI Растения, густо посеянные в очень большом горшке	$90^4/_8$	$43^4/_8$
	75	$39^6/_8$
	71	$30^2/_8$
	$83^6/_8$	86
	63	53
	65	$48^6/_8$
Сумма высот в дюймах	1596,50	1249,75

Мы узнаем из этого важного опыта, что растения, находящиеся в некоторой степени родства друг с другом, скрещивавшиеся между собой на протяжении девяти предыдущих поколений, будучи опылены пыльцой свежей линии, дали сеянцы, которые настолько превосходили сеянцы десятого перекрестноопыленного поколения, насколько растения последнего превосходили самоопыленные растения соответствующего поколения. Если мы посмотрим на растения девятого поколения в таблице X (а они во многих отношениях представляют наилучший образец для сравнения), то увидим, что перекрестноопыленные растения

относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 79, а по плодовитости, как 100 : 26, тогда как растения, опыленные колчестерской линией, относятся по высоте к перекрестноопыленным, как 100 : 78, а по плодовитости, как 100 : 51.

Потомки самоопыленного растения, названного «героем» и появившегося в шестом самоопыленном поколении. — В пяти поколениях, предшествовавших шестому, перекрестноопыленное растение каждой пары превосходило по высоте соответствующее ему самоопыленное растение противоположной стороны. Но в шестом поколении (таблица VII, горшок II) появился «герой», который после долгой борьбы, исход которой был неясен, превзошел соответствующее ему перекрестноопыленное растение противоположной стороны, хотя всего на полдюйма. Я был так сильно удивлен этим фактом, что решил выяснить, передаст ли это растение свою способность к сильному росту своим сеянцам. Поэтому некоторое количество цветков «героя» было опылено своей собственной пыльцой, и полученные таким образом сеянцы были поставлены в условия конкуренции с самоопыленными и перекрестноопыленными растениями соответствующего поколения. Три группы сеянцев все принадлежат, таким образом, к седьмому поколению. Их относительные высоты показаны в двух приведенных здесь таблицах:

Таблица XIV

№ горшка	Самоопыленные растения седьмого поколения, дети «героя»	Самоопыленные растения седьмого поколения
	Дюймы	Дюймы
I	74	89 4/8
	60	61
	55 2/8	49
II	92	82
	91 6/8	56
	74 2/8	38
Сумма высот в дюймах	447,25	375,50

Средняя высота шести самоопыленных детей «героя» [табл. XIV] равна 74,54 дюйма, тогда как средняя высота обыкновенных самоопыленных растений соответствующего поколения равна только 62,58 дюйма, что дает отношение 100 : 84.

Средняя высота трех самоопыленных детей «героя» [табл. XV] равна 88,91 дюйма, тогда как средняя высота перекрестноопыленных между собой растений равна 84,16, что составляет отношение 100 : 95. Таким образом, мы видим, что самоопыленные дети «героя» определенно наследуют способность к сильному росту своих родителей, так как они значительно превосходят по высоте самоопыленное потомство других самоопыленных растений, и даже немного превосходят перекрестноопыленные между собой растения, причем здесь имеется в виду везде одно и то же поколение.

Несколько цветков самоопыленных детей «героя», приведенных в таблице XIV, было опылено пыльцой того же цветка, и от полученных таким образом семян были выращены самоопыленные растения восьмого поколения (внуки «героя»).

ТАБЛИЦА XV

№ горшка	Самоопыленные растения седьмого поколения, дети «героя»	Перекрестноопыленные между собою растения седьмого поколения
	Дюймы	Дюймы
III	92	$76^6/_8$
IV	87	89
	$87^6/_8$	$86^6/_8$
Сумма высот в дюймах	266,75	252,50

Несколько других цветков на тех же самых растениях было опылено пыльцой других детей «героя». Сеянцы, полученные от этого опыления, можно рассматривать как потомство, происшедшее от соединения братьев и сестер. Результат конкуренции между этими двумя группами сеянцев (именно, между самоопыленными растениями и потомством братьев и сестер) приведен в таблице XVI:

ТАБЛИЦА XVI

№ горшка	Самоопыленные внуки «героя» от самоопыленных детей. Восьмое поколение	Внуки от скрещивания между самоопыленными детьми «героя». Восьмое поколение
	Дюймы	Дюймы
I	$86^6/_8$	$95^6/_8$
	$90^3/_8$	$95^3/_8$
II	96	85
	$77^2/_8$	93
III	73	$86^2/_8$
	66	$82^2/_8$
	$84^4/_8$	$70^6/_8$
IV	$88^1/_8$	$66^3/_8$
	84	$15^4/_8$
	$36^2/_8$	38
	74	$78^3/_8$
V	$90^1/_8$	$82^6/_8$
	$90^5/_8$	$83^6/_8$
Сумма высот в дюймах	1037,00	973,13

Средняя высота тринадцати самоопыленных внуков «героя» равна 79,76 дюйма, а средняя высота внуков от скрещивания между самоопыленными детьми равна 74,85, что дает отношение 100 : 94. Но в горшке IV одно из перекрестноопыленных растений достигло высоты только $15^1/_2$ дюйма, и если бы это растение и соответствующее ему растение противоположной стороны были вычеркнуты, что было бы наиболее правильным, то средняя высота перекрестноопыленных растений превосходила бы лишь на доли дюйма среднюю высоту самоопыленных растений. Поэтому несомненно, что скрещивание между самоопыленными детьми «героя» не производит благотворного, достойного быть отмеченным действия, и очень сомнительно, может ли этот отрицательный результат быть приписан только тому факту, что были соединены братья и сестры, так как обыкновенные перекрестноопыленные растения многих последовательных поколений часто должны происходить от соединения братьев и сестер (как показано в главе I) и, однако, все они сильно превосходили самоопыленные растения. Вследствие этого мы были вынуждены сделать предположение, которое, как мы вскоре увидим, нашло себе подтверждение, что «герой» передал своему потомству особенную конституцию, приспособленную к самоопылению.

Могло бы показаться, что самоопыленные потомки «героя» унаследовали от него не только силу роста, равную силе роста обыкновенных перекрестноопыленных растений, но и стали более плодовитыми при самоопылении, чем это обычно наблюдается у растений рассматриваемого вида. Цветки самоопыленных внуков «героя», приведенных в таблице XVI (восьмое поколение самоопыленных растений), были опылены своей собственной пыльцой и дали в изобилии коробочки, из которых десять (хотя это число является чересчур малым для выведения надежного среднего числа) содержали 5,2 семени на коробочку — более высокое среднее число, чем то, которое наблюдалось в каком-либо другом случае у самоопыленных растений. Пыльники, образованные этими самоопыленными внуками, равным образом, были столь же хорошо развиты и содержали столько же пыльцы, сколько и пыльники перекрестноопыленных растений соответствующего поколения, тогда как этого не наблюдалось у обыкновенных самоопыленных растений более поздних поколений. Тем не менее некоторые немногие цветки из цветков, образованных внуками «героя», были слегка уродливыми, подобно цветкам обыкновенных самоопыленных растений более поздних поколений. Для того чтобы больше не возвращаться к вопросу о плодовитости, я могу добавить, что двадцать одна самоопыленная коробочка, образованная естественным путем правнуками «героя» (которые представляют собой девятое поколение самоопыленных растений), содержала в среднем 4,47 семени; это число является таким же высоким средним числом, какое обычно дают самоопыленные цветки какого-либо поколения.

Несколько цветков самоопыленных внуков «героя», [приведенных] в таблице XVI, было опылено пыльцой того же цветка; полученные от них сеянцы (правнуки «героя») составляли девятое самоопыленное поколение. Многие другие цветки были опылены пыльцой другого внука, так что их можно рассматривать как потомство братьев и сестер, и возникшие таким образом сеянцы могут быть названы *перекрестноопыленными между собой* правнуками. И, наконец, другие цветки были опылены пыльцой другой линии; полученные таким образом сеянцы могут быть названы правнуками растений, «*опыленных колчестерской* [*линией*]». В нетерпении увидеть, каковы будут результаты опыта, я, к сожалению, посадил три группы семян (после того, как они проросли на песке) в теплице в середине зимы, и вследствие этого сеянцы (по двадцать штук каждого сорта) сделались очень болезненными, причем некоторые из них выросли всего до нескольких дюймов и лишь очень немногие достигли свойственной им высоты. Вследствие этого результат не может быть вполне надежным, и было бы бесполезно приводить

измерения в подробностях. Для того чтобы найти, по возможности, правильное среднее число, я прежде всего исключил все растения, высота которых была ниже 50 дюймов, и, таким образом, отбросил все наиболее больные растения. Шесть оставленных самоопыленных растений имели в среднем высоту в 66,86 дюйма, восемь перекрестноопыленных между собой растений — 63,2 дюйма и семь растений, опыленных колчестерской линией, — 65,37 дюйма. Таким образом, между тремя группами большой разницы не было, лишь самоопыленные растения обнаружили небольшое превосходство. Не было также большой разницы и в том случае, когда были исключены только растения, высота которых была ниже 36 дюймов; равным образом и тогда, когда были включены все растения, как бы они ни были низкорослы и нездоровы. В этом последнем случае растения, опыленные колчестерской линией, из всех растений дали наиболее низкое среднее число; и если бы эти растения превосходили заметным образом две другие группы, как я ожидал на основании своего предыдущего опыта, я не могу допустить мысли, чтобы не проявились хотя бы следы подобного превосходства, несмотря на очень болезненное состояние большинства растений. Насколько мы можем судить, никаких благоприятных последствий от скрещивания между собой двух из внуков «героя», равным образом как и от скрещивания между собой двух его детей, не возникло. Поэтому кажется, что «герой» и его потомки претерпели изменение по сравнению с обычным типом не только в том отношении, что они приобрели бо́льшую силу роста и увеличенную плодовитость, будучи подвергнуты самоопылению, но и в том отношении, что они не обнаруживают благоприятных последствий при опылении другой линией; этот последний факт, если он заслуживает доверия, является, насколько мне пришлось наблюдать во всех моих опытах, единственным случаем.

Общие выводы относительно роста, мощности и плодовитости последовательных поколений перекрестноопыленных и самоопыленных растений Ipomoea purpurea и некоторые другие наблюдения.

В помещенной ниже таблице XVII мы видим среднюю высоту для десяти последовательных поколений перекрестноопыленных между собой и самоопыленных растений, которые росли в условиях взаимной конкуренции; в правом столбце мы имеем отношения одной величины к другой, причем высота перекрестноопыленных растений принята за 100. В нижней строке показано, что средняя высота семидесяти трех перекрестноопыленных растений равна 85,84 дюйма, а средняя высота семидесяти трех самоопыленных растений — 66,02 дюйма, что дает отношение 100 : 77.

Средняя высота самоопыленных растений каждого из десяти поколений показана также на прилагаемой диаграмме [стр. 303]: средняя величина перекрестноопыленных растений принята здесь за 100; на правой стороне мы видим относительную высоту семидесяти трех перекрестноопыленных растений и семидесяти трех самоопыленных растений. Разницу в высоте между перекрестноопыленными и самоопыленными растениями, быть может, легче всего оценить с помощью следующего примера: если бы все люди в стране имели в среднем 6 футов в высоту и были бы некоторые семьи, которые в течение продолжительного времени размножались близкородственным путем, то последние были бы почти карликами, причем их средняя высота на протяжении десяти поколений равнялась бы лишь 4 футам $8^1/_4$ дюйма.

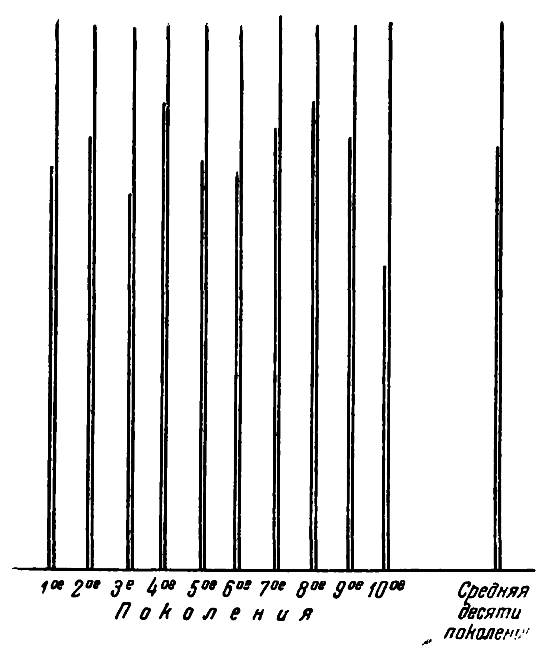
Следует в особенности обратить внимание на то, что средняя разница между перекрестноопыленными и самоопыленными растениями

Таблица XVII

Ipomoea purpurea. Итоги измерений (в дюймах) для десяти поколений

Поколения	Число перекрестноопыленных растений	Средняя высота перекрестноопыленных растений	Число самоопыленных растений	Средняя высота самоопыленных растений	Отношение между средними высотами перекрестноопыленных и самоопыленных растений
Первое поколение . . . . . . Таблица I	6	86,00	6	65,66	100 : 76
Второе поколение . . . . . . Таблица II	6	84,16	6	66,33	100 : 79
Третье поколение . . . . . . Таблица III	6	77,41	6	52,83	100 : 68
Четвертое поколение . . . . Таблица V	7	69,78	7	60,14	100 : 86
Пятое поколение . . . . . . Таблица VI	6	82,54	6	62,33	100 : 75
Шестое поколение . . . . . . Таблица VII	6	87,50	6	63,16	100 : 72
Седьмое поколение . . . . . Таблица VIII	9	83,94	9	68,25	100 : 81
Восьмое поколение . . . . . Таблица IX	8	113,25	8	96,65	100 : 85
Девятое поколение . . . . . Таблица X	14	81,39	14	64,07	100 : 79
Десятое поколение . . . . . Таблица XI	5	93,70	5	50,40	100 : 54
Все десять поколений, взятые вместе	73	85,84	73	66,02	100 : 77

является следствием не того, что небольшое число растений первой группы достигло необыкновенной высоты, или того, что небольшое число самоопыленных растений отличалось крайне небольшой высотой, но следствием того, что все перекрестноопыленные растения превзошли соответствующие им самоопыленные растения противоположной стороны, за следующими немногими исключениями. Первое исключение



Диаграмма, показывающая средние высоты перекрестноопыленных и самоопыленных растений *Ipomoea purpurea* в десяти поколениях, причем средняя высота перекрестноопыленных растений принята за 100. Справа приведены средние высоты перекрестноопыленных и самоопыленных растений всех поколений, взятых вместе.

встретилось в шестом поколении, в котором появилось растение, названное «героем», два исключения — в восьмом поколении, но самоопыленные растения в этом поколении были в аномальном состоянии, так как они росли сначала с необычайной скоростью и превосходили в течение некоторого времени соответствующие им перекрестноопыленные растения; два исключения появились в девятом поколении, хотя одно из этих растений лишь сравнялось по высоте с соответствующим ему перекрестноопыленным растением противоположной стороны. Следовательно, из семидесяти трех перекрестноопыленных растений шестьдесят восемь достигли большей высоты, чем самоопыленные растения, которым они противопоставлялись.

В правом столбце цифр [табл. XVII] можно видеть, что разница в высоте между перекрестно- и самоопыленными растениями у следующих друг за другом поколений сильно колеблется, как этого можно было действительно ожидать вследствие того, что небольшое число измеренных растений каждого поколения недостаточно для выведения

достоверной средней величины. Следует вспомнить, что абсолютная высота растений ничего не говорит, поскольку каждая пара растений измерялась в тот момент, когда одно из них, обвиваясь, доходило до верхушки своей тычины. Большое различие в десятом поколении, т. е. отношение 100 : 54, без сомнения, было отчасти случайным, хотя, когда эти растения были взвешены, разница оказалась даже большей, т. е. 100 : 44. Наименьшая разница наблюдалась в четвертом и в восьмом поколениях, и это, очевидно, было следствием заболевания как скрещенных, так и самоопыленных растений, что и воспрепятствовало первым достигнуть обычной для них степени превосходства. Это являлось неблагоприятным обстоятельством, но мои опыты не были этим опорочены, так как обе группы растений ставились в одни и те же, благоприятные или неблагоприятные, условия.

Есть основание думать, что цветки этой Ipomoea в том случае, когда она растет на открытом воздухе, обычно опыляются насекомыми, так что первые сеянцы, которые я вырастил из покупных семян, были, вероятно, потомством перекрестного опыления. Я делаю этот вывод, во-первых, на основании того, что шмели часто посещают эти цветки, и на основании количества пыльцы, оставляемой ими на рыльцах этих цветков; и, во-вторых, на основании того, что растения, выращенные из одной и той же порции семян, сильно варьировали по окраске своих цветков, а это, как мы увидим позже, указывает на то, что в данном случае в широкой степени происходило перекрестное опыление.* Замечательно, следовательно, то, что растения, выращенные мной из цветков, которые, по всей вероятности, были самоопылены в первый раз после того, как они перекрестно опылялись на протяжении многих поколений, так значительно уступали по высоте перекрестноопыленным растениям, как это имело место в действительности, именно в отношении 76 : 100. Так как растения, которые самоопылялись в каждом последующем поколении, неизбежно должны были подвергаться в более поздних поколениях более близкородственному разведению, чем в более ранних поколениях, то можно было бы ожидать, что различие по высоте между ними и растениями перекрестноопыленными должно было все возрастать. Но оказалось, что это далеко не так, так как различие между двумя группами растений в седьмом, восьмом и девятом поколениях, взятых вместе, меньше, чем в первом и втором поколениях, взятых вместе. Если, однако, мы вспомним, что самоопыленные и перекрестноопыленные растения все произошли от одного и того же материнского растения, что многие из перекрестноопыленных растений каждого поколения были родственны, даже часто близко родственны, и что все были поставлены в одинаковые условия, что, как мы узнаем позже, является очень важным обстоятельством, то совсем неудивительно, что различие между ними должно было несколько уменьшиться в более поздних поколениях. Наоборот, удивителен тот факт, что перекрестноопыленные растения превосходили, хотя и в незначительной степени, самоопыленные растения и в позднейших поколениях.

Значительно бо́льшая конституциональная сила перекрестноопыленных растений по сравнению с самоопыленными была проверена

* Верло говорит (V e r l o t, «Sur la Production des Variétés», 1865, стр. 66), что некоторые разновидности близкородственного растения, *Convolvulus tricolor*, не могут сохраняться в чистом виде, если не растут в отдалении от всех других сортов.

в пяти случаях различным путем: действием на них в то время, когда они находились в молодом возрасте, низкой температуры, или внезапным изменением температуры, или путем выращивания их при очень неблагоприятных условиях при одновременной конкуренции со стороны хорошо развитых растений других видов.

Что касается продуктивности перекрестноопыленных и самоопыленных растений следующих друг за другом поколений, то мои наблюдения, к несчастью, не производились по одному плану, частью вследствие недостатка времени и частью вследствие того, что сначала у меня не было намерения производить наблюдения более чем на одном поколении. Итоги результатов приведены здесь в виде таблицы, причем плодовитость перекрестноопыленных растений была принята за 100.

Первое поколение перекрестноопыленных и самоопыленных растений, росших в условиях конкуренции друг с другом:

Шестьдесят пять коробочек, образованных цветками на пяти перекрестноопыленных растениях, опыленные пыльцой другого растения, и пятьдесят пять коробочек, образованных цветками пяти самоопыленных растений, опыленные своей собственной пыльцой, содержали семена в отношении	100 : 93
Пятьдесят шесть естественным путем самоопыленных коробочек на вышеупомянутых пяти перекрестноопыленных растениях и двадцать пять самоопыленных естественным путем коробочек на вышеупомянутых пяти самоопыленных растениях дали семена в отношении	100 : 99
При учете общего числа коробочек, образованных этими растениями, и среднего числа семян в каждой из них вышеупомянутые перекрестноопыленные и самоопыленные растения дали семена в отношении	100 : 64
Другие растения этого первого поколения, выросшие при неблагоприятных условиях и самоопыленные естественным путем, дали семена в отношении .	100 : 45

Третье поколение перекрестноопыленных и самоопыленных растений:

Перекрестноопыленные коробочки по сравнению с коробочками самоопыленными содержали семена в отношении	100 : 94
Равное число перекрестноопыленных и самоопыленных растений, причем те и другие были самоопылены естественным путем, дали коробочки в отношении	100 : 38
Эти коробочки содержали семена в отношении . . .	100 : 94
При комбинировании этих данных продуктивность перекрестноопыленных и самоопыленных растений, причем те и другие самоопылялись естественным путем, давала отношение	100 : 35

Четвертое поколение перекрестноопыленных и самоопыленных растений:

Коробочки от цветков на перекрестноопыленных растениях, опыленные пыльцой другого растения, и коробочки от цветков на самоопыленных растениях, опыленные своей собственной пыльцой, содержали семена в отношении	100 : 94

Пятое поколение перекрестноопыленных и самоопыленных растений:	
Перекрестноопыленные растения образовали естественным путем гораздо больше коробочек (в действительности не подсчитанных), чем самоопыленные растения, и обе эти группы растений содержали семена в отношении	100 : 89
Девятое поколение перекрестноопыленных и самоопыленных растений:	
Четырнадцать перекрестноопыленных растений, самоопылившихся естественным путем, и четырнадцать самоопыленных растений, опылившихся естественным путем, дали коробочки (среднее число семян на коробочку не было установлено) в отношении	100 : 26
Растения, происшедшие от опыления свежей линией, при сравнении их с перекрестноопыленными между собой растениями:	
Потомство перекрестноопыленных между собой растений девятого поколения, опыленное свежей линией, и растения той же самой линии, скрещивавшиеся между собой на протяжении десяти поколений (обе группы растений были оставлены без изоляции и опылялись естественным путем), образовали коробочки, которые относились друг к другу по весу, как	100 : 51

Из этой таблицы мы видим, что перекрестноопыленные растения всегда в некоторой степени более продуктивны, чем самоопыленные растения, вне зависимости от того, как сравниваются эти группы. Степень продуктивности варьирует значительно, но это зависит, главным образом, от того, принято ли во внимание лишь одно среднее число семян или только среднее число коробочек, или же, наконец, то и другое вместе. Относительное превосходство перекрестноопыленных растений является, главным образом, следствием того, что они образуют значительно большее число коробочек, а не того, что каждая коробочка содержит большее среднее число семян. Например, в третьем поколении перекрестноопыленные и самоопыленные растения образовали коробочки в отношении 100 : 38, тогда как семена в коробочках на перекрестноопыленных растениях относились к семенам на самоопыленных растениях лишь как 100 : 94. В восьмом поколении коробочки двух самоопыленных растений (не включенные в приведенную выше таблицу), росших в отдельных горшках и, следовательно, не поставленных в условия конкуренции, дали высокое среднее число в 5,1 семени. Меньшее число коробочек, образованных самоопыленными растениями, может быть отчасти, но не вполне, приписано их меньшим размерам или меньшей высоте; последнее обусловливалось, главным образом, их пониженной конституциональной силой, в результате чего они не были способны конкурировать с перекрестноопыленными растениями, росшими в тех же самых горшках. Семена, образованные перекрестноопыленными цветками на перекрестно опылявшихся растениях, не всегда были тяжелее самоопыленных семян на самоопылявшихся растениях. Более легкие семена, независимо от того, были ли они образованы перекрестноопыленными или самоопыленными цветками, обыкновенно прорастали

раньше более тяжелых семян. Я должен указать, что перекрестноопыленные растения, за очень немногими исключениями, цвели раньше соответствующих им самоопыленных растений противоположной стороны, чего можно было ожидать на основании их большей высоты и силы.

Пониженная плодовитость самоопыленных растений проявлялась еще и другим путем, именно тем, что их пыльники были меньших размеров, чем пыльники цветков перекрестноопыленных растений. В первый раз это было обнаружено у седьмого поколения, но, быть может, имело место и ранее. Многие пыльники цветков перекрестноопыленных и самоопыленных растений восьмого поколения были исследованы под микроскопом; пыльники первых были обычно длиннее и явно шире пыльников самоопыленных растений. Количество пыльцы, содержавшейся в пыльнике одного из самоопыленных растений, насколько можно было судить наглаз, было равно половине количества пыльцы, содержавшейся в одном из пыльников перекрестноопыленного растения. Ослабленная плодовитость самоопыленных растений восьмого поколения проявлялась также и другим путем, который можно часто наблюдать у гибридов, — именно тем, что первые образовавшиеся цветки были стерильны. Например, пятнадцать первых цветков на самоопыленном растении одного из более поздних поколений были тщательно опылены своей собственной пыльцой, и восемь из них опали; в то же время было самоопылено пятнадцать цветков на перекрестноопыленном растении, росшем в том же горшке, и в этом случае опал лишь один цветок. Было замечено, что на двух других перекрестноопыленных растениях того же поколения многие из наиболее ранних цветков самоопыляются и завязывают коробочки. У растений девятого и, как я думаю, некоторых более ранних поколений очень большое количество цветков, как уже указано раньше, было слегка уродливо; это, вероятно, стояло в связи с их пониженной плодовитостью.[14]

Все самоопыленные растения седьмого поколения и, я думаю, также одного или двух предыдущих поколений дали цветки совершенно одного и того же оттенка, именно интенсивно пурпурного. То же самое наблюдалось у всех без исключения растений трех следующих поколений самоопыленных растений, и очень большое количество таких же растений было выведено для других опытов, ведущихся в настоящее время и не приведенных в настоящей работе. Впервые мое внимание на этот факт обратил мой садовник, который заметил, что нет необходимости этикетировать самоопыленные растения, так как они всегда могут быть узнаны по своей окраске. Цветки были так же однообразны по своей окраске, как и цветки дикого вида, растущего в естественных условиях; встречалась ли эта окраска в более ранних поколениях, что представляется вероятным, ни мой садовник, ни я сам не могли припомнить. Цветки на растениях, которые были впервые выращены из покупных семян, точно так же, как и цветки немногих первых поколений, сильно варьировали по интенсивности пурпурной окраски; многие были более или менее розового цвета, и случайно появилась белая разновидность. Перекрестноопыленные растения продолжали варьировать таким же образом, как и прежде, до десятого поколения, но в значительно меньшей степени, вероятно, вследствие того, что они стали более или менее близко родственными между собой. Следовательно, необыкновенное однообразие окраски цветков седьмого

и последующих самоопыленных поколений мы должны приписать тому, что наследование на протяжении многих предыдущих поколений не нарушалось перекрестным опылением, а также и тому, что условия существования были очень однообразны.[15]

В шестом самоопыленном поколении появилось растение, названное «героем», которое немного превосходило по высоте соответствующее ему перекрестноопыленное растение противоположной стороны и которое передавало свою силу роста и повышенную плодовитость при самоопылении своим детям и внукам. Перекрестное опыление между детьми «героя» не дало внукам какого-либо преимущества перед самоопыленными внуками, выращенными из семян самоопыленных детей. И, поскольку можно полагаться на мои наблюдения, которые были произведены над очень нездоровыми растениями, правнуки, происшедшие от перекрестного опыления между собой внуков, не имели преимущества перед сеянцами внуков, являвшимися результатом продолжавшегося самоопыления, и, что еще гораздо более замечательно, это то, что правнуки, выведенные путем скрещивания внуков со свежей линией, не имели преимущества ни перед перекрестноопыленными между собой, ни перед самоопыленными правнуками. Отсюда становится ясным, что «герой» и его потомки необычайным образом отличаются по своей конституции от обыкновенных растений рассматриваемого вида.

Хотя растения, полученные в течение десяти последовательных поколений от скрещиваний между различными, но родственными между собой растениями, почти неизменно превосходили по высоте, конституциональной силе и плодовитости соответствующие им самоопыленные растения противоположной стороны, — оказалось, что сеянцы, возникшие от перекрестного опыления цветков одного и того же растения, ни в коем случае не превосходят, а наоборот, несколько уступают по высоте и весу сеянцам, возникшим от цветков, опыленных своей собственной пыльцой. Это замечательный факт, который, повидимому, указывает на то, что самоопыление некоторым образом является более выгодным, чем перекрестное опыление, если только перекрестное опыление не приносит с собой, как это обычно имеет место, какого-либо решительного и безусловного преимущества; но к этому вопросу я вернусь в одной из следующих глав.

Выгодные последствия, которые столь обычно проистекают от скрещивания между двумя растениями, очевидно, зависят от того, что оба они несколько отличаются по конституции или признакам. Это явствует из того, что сеянцы перекрестноопыленных между собой растений девятого поколения при опылении их пыльцой свежей линии настолько превосходят по высоте и почти настолько же по плодовитости растения, полученные от скрещивания растений между собой, насколько эти последние превосходили сеянцы самоопыленных растений соответствующего поколения. Таким образом, мы узнаем то важное обстоятельство, что один факт скрещивания двух различных растений, которые до некоторой степени родственны между собой и которые в течение долгого времени были поставлены в приблизительно одинаковые условия существования, приносит мало пользы по сравнению с той пользой, которую приносит скрещивание между растениями, принадлежащими к различным линиям или семьям и подвергавшимися действию несколько различных условий существо-

вания. Мы можем приписать благоприятные последствия, возникшие в результате перекрестного опыления растений, перекрестно опылявшихся между собой на протяжении десяти последовательных поколений, тому, что они все еще несколько отличались друг от друга по конституции или признакам, как это на самом деле обнаружилось в том, что их цветки все еще несколько отличались по окраске. Но некоторые из выводов, которые могут быть сделаны на основании опытов с Ipomoea, будут более полно рассмотрены в заключительных главах, после того как будут приведены все мои остальные наблюдения.

ГЛАВА III

SCROPHULARIACEAE, GESNERIACEAE, LABIATAE И ДР.

Mimulus luteus: высота, сила и плодовитость перекрестноопыленных и самоопыленных растений первых четырех поколений. — Появление новой высокой и чрезвычайно самофертильной разновидности. — Потомство от скрещивания между самоопыленными растениями. — Действие скрещивания со свежей линией. — Действие перекрестного опыления цветков на одном и том же растении. — Итоговые данные по *Mimulus luteus*. — *Digitalis purpurea*, превосходство перекрестноопыленных растений. — Действие перекрестного опыления цветков на одном и том же растении. — Calceolaria. — *Linaria vulgaris*. — *Verbascum thapsus*. — *Vandellia nummularifolia*. — Клейстогамные цветки. — *Gesneria pendulina*. — *Salvia coccinea*. — *Origanum vulgare*, сильное разрастание перекрестноопыленных растений при помощи столонов. — *Thunbergia alata*.

Из представителей семейства Scrophulariaceae я проводил опыты на видах следующих шести родов: Mimulus, Digitalis, Calceolaria, Linaria, Verbascum и Vandellia.

II. SCROPHULARIACEAE

Mimulus luteus[16]

Растения, которые я вырастил из покупных семян, сильно варьировали по окраске своих цветков, так что едва ли две особи были совершенно одинаковы; венчики были всех оттенков желтого цвета, с разнообразнейшими пятнами пурпурного, малинового, оранжевого и медно-коричневого цвета. Но эти растения ни в каком другом отношении не различались между собой. * Цветки явно хорошо приспособлены для опыления с помощью насекомых; у близко родственного вида, *M. roseus*, я наблюдал, как пчелы проникали в цветки, причем их спинки густо покрывались пыльцой, а когда они проникали в другой цветок, пыльца стиралась с их спинок двугубым рыльцем, губы которого раздражимы и замыкаются, подобно щипцам, вокруг пыльцевых зерен. Если пыльцы не содержится между губами, то последние через некоторое время снова открываются. М-р Китченер остроумно объяснил ** пользу, приносимую этими движениями, именно — предотвращение самоопыления цветка. Если пчела без пыльцы на своей спинке проникает в цветок, она касается рыльца, которое быстро замыкается, а когда пчела выползает,

* Я послал несколько образцов с различно окрашенными цветками в Кью, и д-р Гукер сообщает мне, что все они относятся к *M. luteus*. Цветки с большим количеством красного цвета были названы садоводами var. Youngiana.

** Kitchener, «A Year's Botany», 1874, стр. 118.

обсыпанная пыльцой, то она совершенно не может оставить пыльцы на рыльце того же цветка. Но как скоро она проникает в какой-либо другой цветок, огромное количество пыльцы остается на рыльце, которое таким образом перекрестно опыляется. Тем не менее, если исключить доступ насекомых, цветки прекрасно самоопыляются и дают изобилие семян. Но я не установил, производится ли это тычинками, удлиняющимися с возрастом, или же сгибанием вниз пестика. Главный интерес моих опытов с рассматриваемым видом заключается в том, что в четвертом самоопыленном поколении появилась разновидность, которая образовывала большие, своеобразно окрашенные цветки и вырастала до большей высоты, чем другие разновидности. Она сделалась точно так же гораздо более самофертильной, так что эта разновидность напоминает растение, названное «героем», которое появилось в шестом самоопыленном поколении Ipomoea.

Несколько цветков на одном из растений, выращенных из покупных семян, было опылено своей собственной пыльцой, а другие цветки на том же растении были опылены пыльцой от другого растения. Семена от двенадцати полученных таким образом коробочек были помещены на отдельные часовые стекла для сравнения, и семена из шести перекрестноопыленных коробочек казались наглаз чуть более многочисленными, чем семена из шести самоопыленных коробочек. Но когда семена были взвешены, то оказалось, что те, которые образовались в перекрестноопыленных коробочках, весили 1,02 грана, тогда как семена от самоопыленных коробочек весили только 0,81 грана, так что первые были либо тяжелее, либо многочисленнее последних в отношении 100 : 79.

Перекрестно- и самоопыленные растения первого поколения. — После того как, оставив перекрестноопыленные и самоопыленные семена на влажном песке, я убедился в том, что они прорастали одновременно, обе группы были густо посеяны на противоположных сторонах широкого и неглубокого сосуда; таким образом, обе группы сеянцев, которые взошли одновременно, были подвергнуты действию одних и тех же неблагоприятных условий. Это был плохой способ обращения [с растением], но этот вид был одним из первых, с которыми я экспериментировал. В то время как перекрестноопыленные сеянцы имели в среднем полдюйма в высоту, самоопыленные сеянцы имели всего четверть дюйма в высоту. Когда при упомянутых выше неблагоприятных условиях они достигли своей полной высоты, четыре наиболее высоких перекрестноопыленных растения имели в среднем 7,62, а четыре наиболее высоких самоопыленных растения — 5,87 дюйма в высоту, что дает отношение 100 : 77. Десять цветков на перекрестноопыленных растениях вполне распустились прежде, чем хотя бы один цветок на самоопыленных растениях. Небольшое число растений обеих групп было перенесено в большой горшок с большим количеством хорошей почвы, и самоопыленные растения, не будучи теперь поставлены в условия суровой конкуренции, выросли в следующем году до такой же высоты, как и перекрестноопыленные. Но на основании описываемого ниже случая можно сомневаться, что они долго продолжали бы оставаться равными. Некоторые цветки перекрестноопыленных растений были опылены пыльцой другого растения, и полученные таким образом коробочки содержали несколько больше семян по весу, чем коробочки на самоопыленных растениях, которые были снова самоопылены.

Перекрестно- и самоопыленные растения второго поколения. — Семена от предыдущих растений, опыленных вышеупомянутым образом, были посеяны на противоположных сторонах небольшого горшка (I) и дали густые всходы. Четыре наиболее высоких перекрестноопыленных сеянца ко времени цветения имели в среднем 8 дюймов в высоту, тогда как четыре наиболее высоких самоопыленных растения имели в среднем лишь 4 дюйма. Перекрестноопыленные семена были посеяны отдельно во втором небольшом горшке, а самоопыленные семена были посеяны

отдельно же в третьем небольшом горшке; таким образом, между этими двумя группами не было никакой конкуренции. Тем не менее, перекрестноопыленные растения выросли в среднем на 1—2 дюйма выше, чем самоопыленные. Обе группы выглядели одинаково сильными, но перекрестноопыленные растения цвели раньше и более обильно, чем самоопыленные. В горшке I, в котором обе группы конкурировали друг с другом, перекрестноопыленные растения зацвели первыми и дали большое число коробочек, тогда как самоопыленные дали их только девятнадцать. Содержимое двадцати коробочек перекрестноопыленных цветков на перекрестноопыленных растениях и двенадцати коробочек самоопыленных цветков на самоопыленных растениях было помещено на отдельные часовые стекла для сравнения; перекрестноопыленные семена казались в полтора раза более многочисленными, чем самоопыленные.

Растения на обеих сторонах горшка I, после того как дали семена, были срезаны и пересажены в большой горшок с большим количеством хорошей почвы. На следующую весну, когда они достигли высоты между 5 и 6 дюймами, обе группы были равными, как это случилось в подобном же опыте в последнем поколении. Но через несколько недель перекрестноопыленные растения превысили по высоте самоопыленные растения противоположной стороны того же горшка, хотя далеко не в такой степени, как раньше, когда они подвергались весьма суровой конкуренции.

Перекрестно- и самоопыленные растения третьего поколения. — Перекрестноопыленные семена от перекрестноопыленных растений и самоопыленные семена от самоопыленных растений последнего поколения были густо посеяны на противоположных сторонах небольшого горшка I. Два наиболее высоких растения с каждой стороны были измерены после того, как они отцвели; два перекрестноопыленных растения имели 12 и $7^1/_2$ дюйма и два самоопыленных 8 и $5^1/_2$ дюйма в высоту, что дает отношение 100 : 69. Двадцать цветков на перекрестноопыленных растениях были снова перекрестно опылены и образовали двадцать коробочек, десять из которых содержали 1,33 грана семян. Тридцать цветков на самоопыленных растениях были снова самоопылены и образовали двадцать шесть коробочек; из них десять лучших (многие из них были очень слабо развиты) содержали семена весом лишь в 0,87 грана; таким образом, по весу отношение здесь было 100 : 65.

Превосходство перекрестноопыленных над самоопыленными растениями было проверено различным образом. Самоопыленные семена были посеяны на одной стороне горшка; через два дня перекрестноопыленные семена были посеяны на противоположной стороне. Обе группы сеянцев были равны до тех пор, пока высота их была ниже половины дюйма; но когда они вполне выросли, два наиболее высоких перекрестноопыленных растения достигли высоты в $12^1/_2$ и $8^3/_4$ дюйма, тогда как два наиболее высоких самоопыленных растения имели только 8 и $5^1/_2$ дюйма в высоту.

В третьем горшке перекрестноопыленные семена были посеяны через четыре дня после посева самоопыленных, и сеянцы последних сначала, как и можно было ожидать, обнаружили превосходство; но когда обе группы имели 5—6 дюймов в высоту, они были равными, и под конец три наиболее высоких перекрестноопыленных растения имели в высоту 11, 10 и 8 дюймов, тогда как три наиболее высоких самоопыленных имели в высоту 12, $8^1/_2$ и $7^1/_2$ дюйма. Таким образом, здесь не было большой разницы между ними, так как перекрестноопыленные растения превосходили самоопыленные в среднем лишь на одну треть дюйма. Растения были срезаны и, не будучи потревожены, были пересажены в больший горшок. Таким образом, следующей весной обе группы начали расти при благоприятных условиях, и тогда перекрестноопыленные растения обнаружили свойственное им превосходство по высоте, так как два наиболее высоких из них имели по 13 дюймов-

в то время как два самых высоких самоопыленных растения имели всего 11 и $8^1/_2$ дюйма в высоту, что дает отношение 100 : 75. Обеим группам была предоставлена возможность опыляться естественным путем: перекрестноопыленные растения образовали большое число коробочек, тогда как самоопыленные образовали очень малое количество и плохо развитых коробочек. Семена восьми коробочек перекрестноопыленных растений весили 0,65 грана, тогда как семена восьми коробочек самоопыленных растений весили лишь 0,22 грана, что составляет отношение 100 : 34.

Перекрестноопыленные растения в упомянутых выше трех горшках, как почти во всех предыдущих опытах, зацвели раньше самоопыленных. Это имело место даже в третьем горшке, в котором перекрестноопыленные семена были посеяны через четыре дня после семян самоопыленных.

Наконец, семена обеих групп были посеяны на противоположных сторонах большого горшка, в котором в течение долгого времени росла фуксия, вследствие чего почва была полна корней. Обе группы росли плохо, но перекрестноопыленные сеянцы всегда обнаруживали превосходство и под конец достигли высоты в $3^1/_2$ дюйма, тогда как самоопыленные сеянцы никогда не превышали высоты в 1 дюйм. Многие предыдущие опыты вполне определенно доказывают превосходство перекрестноопыленных растений над самоопыленными в отношении конституциональной силы.

У описанных сейчас трех поколений, взятых вместе, средняя высота десяти наиболее высоких перекрестноопыленных растений равнялась 8,19 дюйма, а средняя высота десяти наиболее высоких самоопыленных растений 5,29 дюйма (растения выращивались в небольших горшках), что дает отношение 100 : 65.

В следующем, именно четвертом, самоопыленном поколении появилось много растений новой высокой разновидности, которая в более поздних самоопыленных поколениях вследствие своей высокой самофертильности численно увеличилась до полного вытеснения первоначальных типов. Та же разновидность появилась также среди перекрестноопыленных растений, но так как на это сначала не было обращено особого внимания, то я не знаю, в какой степени она была использована при получении перекрестноопыленных между собой растений; в последних перекрестноопыленных поколениях она присутствовала редко. Вследствие появления этой высокой разновидности, сравнение перекрестноопыленных и самоопыленных растений пятого и последующих поколений сделалось ненадежным, так как к этой разновидности принадлежали все самоопыленные растения, а перекрестноопыленных растений, относившихся к этой линии, было лишь немного или совсем не было. Тем не менее, результаты более поздних опытов в некоторых отношениях заслуживают того, чтобы их сообщить.

Перекрестно- и самоопыленные растения четвертого поколения. — Оба вида семян, полученных обычным путем от двух групп растений третьего поколения, были посеяны на противоположных сторонах двух горшков (I и II), но сеянцы не были достаточно прорежены и плохо росли. Многие из самоопыленных растений, особенно в одном из горшков, представляли собой новую высокую разновидность, о которой упоминалось выше и которая имела большие и почти белые цветки, с малиновыми пятнами. Я буду называть ее белой разновидностью. Я думаю, что она впервые появилась как среди перекрестноопыленных, так и среди самоопыленных растений последнего поколения; но ни мой садовник, ни я сам не могли вспомнить, имелась ли подобная разновидность среди сеянцев, выращенных из покупных семян. Следовательно, она должна была возникнуть или путем обычной вариации или же, что более вероятно, судя по ее появлению как в числе перекрестноопыленных, так и в числе самоопыленных растений, путем возврата реверсии) к ранее существовавшей разновидности.

В горшке I самое высокое перекрестноопыленное растение имело в высоту $8^1/_2$ дюйма, а самое высокое самоопыленное растение 5 дюймов. В горшке II самое высокое перекрестноопыленное растение имело в высоту $6^1/_2$ дюйма, а самое высокое самоопыленное растение, которое принадлежало к белой разновидности, 7 дюймов; это было первым примером в моих опытах с Mimulus, когда наиболее высокое самоопыленное растение превосходило наиболее высокое перекрестноопыленное растение. Тем не менее, два наиболее высоких перекрестноопыленных растения, взятые вместе, относились по высоте к двум наиболее высоким самоопыленным растениям, как 100 : 80. Однако перекрестноопыленные растения превосходили самоопыленные в отношении плодовитости. Двенадцать цветков перекрестноопыленных растений были опылены перекрестно и образовали десять коробочек, семена которых весили 1,71 грана. Двадцать цветков на самоопыленных растениях были самоопылены и образовали пятнадцать коробочек; все они имели плохой вид, семена от десяти из них весили только 0,68 грана. Таким образом, семена из равного числа коробочек перекрестноопыленных и самоопыленных растений относились по весу друг к другу, как 100 : 40.

Перекрестно- и самоопыленные растения пятого поколения. — Семена от обеих групп четвертого поколения, опыленные обычным путем, были посеяны на противоположных сторонах трех горшков. Когда сеянцы зацвели, то было обнаружено, что бóльшая часть самоопыленных растений состояла из высокой белой разновидности. Многие из перекрестноопыленных растений в горшке I равным образом принадлежали к этой разновидности, точно так же как и очень небольшое число растений в горшках II и III. Наиболее высокое перекрестноопыленное растение в горшке I имело 7 дюймов в высоту, а наиболее высокое самоопыленное растение на противоположной стороне имело 8 дюймов; в горшках II и III наиболее высокие перекрестноопыленные растения имели $4^1/_2$ и $5^1/_2$, а самые высокие самоопыленные 7 и $6^1/_2$ дюйма в высоту, так что средняя высота наиболее высоких растений в обеих группах дает отношение 100 (для перекрестноопыленных растений) к 126 (для самоопыленных растений). Таким образом, мы имеем здесь полную противоположность тому, что наблюдалось у четырех предыдущих поколений. Тем не менее, во всех трех горшках перекрестноопыленные растения сохранили свое свойство цвести раньше самоопыленных. Растения были нездоровы вследствие густоты посева и чрезвычайно жаркого лета, в результате чего они оказались в большей или меньшей степени стерильными; но перекрестноопыленные растения были несколько менее стерильными, чем растения самоопыленные.

Перекрестно- и самоопыленные растения шестого поколения. — Семена растений пятого поколения, перекрестноопыленные и самоопыленные обычным путем, были посеяны на противоположных сторонах нескольких горшков. На стороне, где были посеяны семена от самоопыленных растений, все без исключения растения принадлежали к высокой белой разновидности. На стороне с семенами от перекрестноопыленных растений некоторые растения принадлежали к этой разновидности, но бóльшая часть их приближалась по своим признакам к старой низкой разновидности с более мелкими желтоватыми цветками, покрытыми медно-коричневыми пятнами. Когда растения, находившиеся на обеих сторонах, имели в высоту от 2 до 3 дюймов, они были равны, но когда они вполне развились, самоопыленные были определенно более высокими и хорошо развитыми растениями; однако за недостатком времени они не были фактически измерены. У половины всех горшков первое зацветшее растение было самоопыленным, а у другой половины — перекрестноопыленным. Теперь ясно обнаружилось другое замечательное изменение, именно то, что самоопыленные растения стали более самофертильны, чем перекрестноопыленные. Все растения были помещены под сетку для предо-

хранения от посещения насекомыми, и перекрестноопыленные растения образовали естественным путем лишь пятьдесят пять коробочек, тогда как самоопыленные растения образовали восемьдесят одну коробочку, что дает отношение 100 : 147. Семена девяти коробочек обеих групп были помещены на отдельные часовые стекла для сравнения, и самоопыленные оказались несколько более многочисленными. Кроме этих коробочек, самоопыленных естественным путем, двадцать цветков на перекрестноопыленных растениях, снова опыленных перекрестно, дали шестнадцать коробочек; двадцать пять цветков на самоопыленных растениях, снова самоопыленных, дали семнадцать коробочек, и это число коробочек является относительно бо́льшим, чем то, которое было образовано самоопыленными цветками на самоопыленных растениях в предыдущих поколениях. Содержимое десяти коробочек этих обеих групп было сравнено на отдельных часовых стеклах, и семена самоопыленных растений оказались явно более многочисленными, чем семена перекрестноопыленных растений.

Перекрестно- и самоопыленные растения седьмого поколения. — Перекрестноопыленные и самоопыленные семена от перекрестноопыленных и самоопыленных растений шестого поколения были посеяны обычным образом на противоположных сторонах трех горшков, и сеянцы были хорошо и равномерно прорежены. Все самоопыленные растения (а выращено их было много) в этом поколении, точно так же как и в восьмом и девятом поколениях, принадлежали к высокой белой разновидности. Их однородный характер резко обращал на себя внимание при сравнении с сеянцами, впервые полученными из покупных семян. С другой стороны, перекрестноопыленные растения сильно различались по окраске своих цветков, но, по-моему, не в такой большой степени, как растения, полученные впервые. На этот раз я решил тщательно измерить растения на обеих сторонах. Самоопыленные сеянцы взошли несколько раньше перекрестноопыленных, но в течение некоторого времени обе группы были одинаковой высоты. При первом измерении средняя высота шести наиболее высоких перекрестноопыленных растений в трех горшках была равна 7,02, а средняя высота шести наиболее высоких самоопыленных растений 8,97 дюйма, что дает отношение 100 : 28. Когда эти же самые растения достигли своего полного развития, они были измерены снова. Результаты измерений приведены в таблице XVIII:

Таблица XVIII

(Седьмое поколение)

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$11^2/_8$	$19^1/_8$
	$11^7/_8$	18
II	$12^6/_8$	$18^2/_8$
	$11^2/_8$	$14^6/_8$
III	$9^6/_8$	$12^6/_8$
	$11^6/_8$	11
Сумма высот в дюймах	68,63	93,88

Средняя высота шести перекрестноопыленных растений равна здесь 11,43, а средняя высота шести самоопыленных 15,64 дюйма, что дает отношение 100 : 137.

Так как теперь было ясно, что высокая белая разновидность передавала полностью свои признаки по наследству, и так как самоопыленные растения состояли исключительно из этой разновидности, то было очевидно, что они всегда должны были превосходить по высоте перекрестноопыленные растения, которые принадлежали, главным образом, к первоначальным, более низким разновидностям. Вследствие этого проведение опытов в этом направлении было прервано, и я попытался определить, даст ли перекрестное опыление двух самоопыленных растений шестого поколения, росших в разных горшках, своему потомству какое-либо преимущество перед потомством цветков одного из этих растений, опыленных своей собственной пыльцой. Эти последние сеянцы составляли седьмое поколение самоопыленных растений, подобно растениям правого столбца таблицы XVIII; перекрестноопыленные растения были продуктом самоопыления в шести предыдущих поколениях и одного перекрестного опыления в последнем поколении. Семена проращивались на песке и были посажены попарно на противоположных сторонах четырех горшков; все же остальные семена были густо посеяны на противоположных сторонах горшка V таблицы XIX. Измерено было лишь по три наиболее высоких растения с каждой стороны этого последнего горшка. Все растения были измерены дважды — в первый раз в молодом возрасте, и тогда средняя высота перекрестноопыленных растений относилась к средней высоте самоопыленных, как 100 : 122. Когда они достигли своего полного развития, они были измерены снова, как это показано в таблице XIX [стр. 317].

Средняя высота шестнадцати перекрестноопыленных растений равна здесь 9,96 дюйма, а средняя высота шестнадцати самоопыленных растений — 10,96, что дает отношение 100 : 110; таким образом, перекрестноопыленные между собой растения, предки которых подвергались самоопылению на протяжении шести предыдущих поколений и находились в течение всего этого времени в весьма однородных условиях существования, несколько уступали по высоте растениям седьмого самоопыленного поколения. Но вследствие того, что, как мы сейчас увидим, подобный же опыт, поставленный еще через два самоопыленных поколения, дал другой результат, я не знаю, в какой мере можно доверять результатам данного опыта. В трех из пяти горшков таблицы XIX первым зацвело самоопыленное растение, а в двух других горшках — перекрестноопыленное растение. Эти самоопыленные растения были замечательно плодовиты, о чем можно судить по тому, что двадцать цветков, опыленных своей собственной пыльцой, образовали не менее девятнадцати очень хороших коробочек!

Действие скрещивания с другой линией. — Некоторые цветки на самоопыленных растениях в горшке IV таблицы XIX были опылены своей собственной пыльцой, и таким образом были получены растения восьмого самоопыленного поколения только для того, чтобы они служили родительскими формами в следующем опыте. Нескольким цветкам на этих растениях была предоставлена возможность самоопыляться естественным путем (доступ насекомым был, конечно, прегражден), и растения, выращенные из этих семян, являлись девятым самоопыленным поколением; все они принадлежали к высокой белой разновидности с малиновыми пятнами. Другие цветки на тех же растениях восьмого самоопыленного поколения были опылены пыльцой, взятой от другого растения той же группы; таким образом, полученные этим путем сеянцы были потомками восьми предыдущих самоопыленных поколений с одним последующим перекрестным опылением в последнем поколении. Последние растения я буду называть *перекрестноопыленными между собой растениями.* Наконец, другие цветки на тех же растениях восьмого самоопыленного поколения были опылены пыльцой, взятой от растений, которые были

выращены из семян, полученных из одного сада в Челси (Chelsea). Растения из Челси имели желтые цветки с красными пятнами, но не отличались ни в каком другом отношении. Они были выращены на открытом воздухе, тогда как мои растения на протяжении последних восьми поколений выращивались в горшках в оранжерее и на другой почве. Сеянцы, полученные от этого скрещивания с совершенно другой линией, будут обозначаться как *скрещенные с Челси*. Три порции

Таблица XIX

№ горшка	Перекрестноопыленные между собой растения, происшедшие от самоопыленных растений шестого поколения	Самоопыленные растения седьмого поколения
	Дюймы	Дюймы
I	$12^{6}/_{8}$	$15^{2}/_{8}$
	$10^{4}/_{8}$	$11^{5}/_{8}$
	10	11
	$14^{5}/_{8}$	11
II	$10^{2}/_{8}$	$11^{3}/_{8}$
	$7^{6}/_{8}$	$11^{4}/_{8}$
	$12^{1}/_{8}$	$8^{5}/_{8}$
	7	$14^{3}/_{8}$
III	$13^{5}/_{8}$	$10^{3}/_{8}$
	$12^{2}/_{8}$	$11^{6}/_{8}$
IV	$7^{1}/_{6}$	$14^{6}/_{8}$
	$8^{2}/_{8}$	7
	$7^{2}/_{8}$	8
V Густой посев	$8^{5}/_{8}$	$10^{2}/_{8}$
	9	$9^{3}/_{8}$
	$8^{2}/_{8}$	$9^{2}/_{8}$
Сумма высот в дюймах	159,38	175,50

полученных таким образом семян проращивались на голом песке, и во всех случаях, когда прорастало по одному семени во всех трех или только в двух порциях одновременно, они высаживались в горшки, почва которых на поверхности была разделена на 2 или 3 части. Остальные семена в проросшем или непроросшем состоянии были густо посажены в трех отделениях большого горшка X (таблица XX). Когда растения достигли своей полной высоты, они были измерены, как это показано в следующей таблице, но взвешено было только по три наиболее высоких растения в каждом из трех отделений горшка X [см. табл. XX, стр. 318].

По данным таблицы XX, средняя высота двадцати восьми растений, скрещенных с Челси, равна 21,62 дюйма, средняя высота двадцати семи перекрестноопыленных между собой растений — 12,2 и средняя высота девятнадцати

Таблица XX

№ горшка	Растения от восьмого самоопыленного поколения, опыленного Челси	Растения от перекрестного опыления между растениями восьмого самоопыленного поколения	Самоопыленные растения девятого поколения, происшедшие от растений восьмого самоопыленного поколения
	Дюймы	Дюймы	Дюймы
I	$30\frac{7}{8}$	14	$9\frac{4}{8}$
	$28\frac{3}{8}$	$13\frac{6}{8}$	$10\frac{5}{8}$
	—	$13\frac{7}{8}$	10
II	$20\frac{6}{8}$	$11\frac{4}{8}$	$11\frac{6}{8}$
	$22\frac{2}{8}$	12	$12\frac{3}{8}$
	—	$9\frac{1}{8}$	—
III	$23\frac{6}{8}$	$12\frac{2}{8}$	$8\frac{5}{8}$
	$24\frac{1}{8}$	—	$11\frac{4}{8}$
	$25\frac{6}{8}$	—	$6\frac{7}{8}$
IV	$22\frac{5}{8}$	$9\frac{2}{8}$	4
	22	$8\frac{1}{8}$	$13\frac{3}{8}$
	17	—	11
V	$22\frac{3}{8}$	9	$4\frac{4}{8}$
	$19\frac{5}{8}$	11	13
	$23\frac{4}{8}$	—	$13\frac{4}{8}$
VI	$28\frac{2}{8}$	$18\frac{6}{8}$	12
	22	7	$16\frac{1}{8}$
	—	$12\frac{4}{8}$	—
VII	$12\frac{4}{8}$	15	—
	$24\frac{3}{8}$	$12\frac{3}{8}$	—
	$20\frac{4}{8}$	$11\frac{2}{8}$	—
	$26\frac{4}{8}$	$15\frac{2}{8}$	—
VIII	$17\frac{2}{8}$	$13\frac{3}{8}$	—
	$22\frac{6}{8}$	$14\frac{5}{8}$	—
	27	$14\frac{3}{8}$	—
IX	$22\frac{6}{8}$	$11\frac{6}{8}$	—
	6	17	—
	$20\frac{2}{8}$	$14\frac{7}{8}$	—
X	$18\frac{1}{8}$	$9\frac{2}{8}$	$10\frac{3}{8}$
Густой посев	$16\frac{5}{8}$	$8\frac{2}{8}$	$8\frac{1}{8}$
	$17\frac{4}{8}$	10	$11\frac{2}{8}$
Сумма высот в дюймах	605,38	329,50	198,50

самоопыленных растений — 10,44. Что касается последних, то было бы самым правильным исключить два карликовых растения (имевших лишь 4 дюйма в высоту) для того, чтобы не преувеличить ту степень, в какой самоопыленные растения уступали перекрестноопыленным; это увеличит среднюю высоту семнадцати остающихся самоопыленных растений до 11,2 дюйма. Следовательно, растения, скрещенные с Челси, относятся по высоте к перекрестноопыленным между собой, как 100 : 56, скрещенные с Челси относятся к самоопыленным, как 100 : 52 и перекрестноопыленные между собой к самоопыленным — как 100 : 92. Мы видим, таким образом, сколь значительно превосходство по высоте растений, скрещенных с Челси, над перекрестноопыленными между собой и самоопыленными растениями. Они начали уже обнаруживать свое превосходство, имея всего один дюйм в высоту. Когда они вполне выросли, они были также значительно более ветвистыми и имели более крупные листья и несколько более крупные цветки, чем растения двух других групп, так что, если бы они были взвешены, то, конечно, отношение между ними было бы более высокое, чем 100 к 56 и к 52.

Перекрестноопыленные между собой растения относились в этом случае по высоте к самоопыленным, как 100 : 92, между тем как в аналогичном опыте, приведенном в таблице XIX, перекрестноопыленные между собой растения, происходившие от самоопыленных растений шестого поколения, уступали по высоте самоопыленным растениям в отношении 100 : 110. Я сомневаюсь, может ли это расхождение в результатах двух опытов быть объяснено тем, что самоопыленные растения в настоящем случае произошли от семян, самоопыленных естественным путем, тогда как в первом случае они получились из семян, самоопыленных искусственно; или что это может быть объяснено тем, что данные растения самоопылялись еще на протяжении двух лишних поколений, хотя это и является наиболее вероятным объяснением.

Что касается плодовитости, то двадцать восемь растений, скрещенных с Челси, образовали 272 коробочки, двадцать семь перекрестноопыленных между собой растений дали 24, а семнадцать самоопыленных растений — 17 коробочек. Все растения были оставлены непокрытыми для того, чтобы они могли опыляться естественным путем, а пустые коробочки были отброшены.

	Коробочки
Следовательно, 20 растений, скрещенных с Челси, образовали бы	194,29
20 перекрестноопыленных между собой растений образовали бы	17,77
20 самоопыленных растений образовали бы . . .	20,00

	Граны
Семена, содержавшиеся в 8 коробочках от растений, скрещенных с Челси, весили	1,1
Семена, содержавшиеся в 8 коробочках от перекрестноопыленных между собой растений, весили . .	0,51
Семена, содержавшиеся в 8 коробочках от самоопыленных растений, весили	0,33

Если мы возьмем одновременно число образованных коробочек и средний вес содержащихся в них семян, то получим следующие необыкновенные отношения:

Вес семян, образованных одним и тем же числом растений, скрещенных с Челси, и перекрестноопыленных между собой растений	как 100 к 4

Вес семян, образованных одним и тем же числом растений, скрещенных с Челси, и самоопыленных растений . . . . как 100 к 3

Вес семян, образованных одним и тем же числом перекрестноопыленных между собой и самоопыленных растений . . . . как 100 к 73

Замечателен также тот факт, что растения, скрещенные с Челси, превышали две другие группы по устойчивости так же сильно, как они превышали их по высоте, по пышному росту и плодовитости. Ранней осенью бо́льшая часть горшков была высажена в открытый грунт; это всегда повреждает растения, которые в течение долгого времени росли в теплой оранжерее. Вследствие этого все три группы сильно страдали, но растения, скрещенные с Челси, значительно менее, чем две другие группы.

3 октября растения, скрещенные с Челси, снова начали цвести и продолжали цвести в течение некоторого времени, тогда как ни одного цветка не было образовано растениями двух других групп, стебли которых были срезаны почти у самой почвы и которые казались полумертвыми. В начале декабря был сильный мороз, и стебли растений, скрещенных с Челси, были срезаны; но 23 декабря они начали давать снова побеги от корней, тогда как все растения двух других групп совсем погибли.

Хотя многие из семян, полученных от самоопыления, из которых были выращены растения, стоящие в правом столбце таблицы XX, проросли (и, конечно, были отброшены) ранее каких-либо других семян двух других групп, все же лишь в одном из десяти горшков самоопыленное растение зацвело ранее, чем скрещенные с Челси или перекрестноопыленные между собой растения, росшие в тех же горшках. Растения этих двух последних групп зацвели одновременно, несмотря на то, что скрещенные с Челси так сильно превосходили по высоте и силе рост растения, опыленные между собой перекрестно.

Как уже было упомянуто, цветки растений, первоначально полученных из Челси, имели желтую окраску; заслуживает быть отмеченным то, что все без исключения двадцать восемь сеянцев, которые произошли от высокой белой разновидности, опыленной без кастрации пыльцой растений Челси, дали желтые цветки. Этот факт показывает, насколько эта окраска, являющаяся естественной окраской данного вида, по своей силе преобладает над белой окраской.

Действие на потомство перекрестного опыления между цветками одного и того же растения по сравнению с действием перекрестного опыления между цветками различных особей. — Во всех предыдущих опытах перекрестноопыленные растения были продуктом перекрестного опыления между различными растениями. Теперь я выбрал очень мощное растение, указанное в таблице XX, полученное путем опыления одного растения восьмого самоопыленного поколения пыльцой линии Челси. Несколько цветков этого растения было опылено пыльцой других цветков того же самого растения, и несколько других цветков было опылено своей собственной пыльцой. Полученные таким образом семена проращивались на голом песке; сеянцы были посажены обычным путем на противоположных сторонах шести горшков. Все остальные семена, независимо от того, находились ли они в состоянии прорастания или нет, были густо посеяны в горшке VII; при этом измерению подвергались лишь три наиболее высоких растения с каждой стороны последнего горшка. Так как я торопился получить результаты, то некоторые из этих семян были посеяны поздней осенью, но растения росли зимой так неравномерно, что одно перекрестноопыленное растение имело $28^1/_2$ дюйма, а два других всего 4 и менее 4 дюймов в высоту, как это видно из таблицы XXI. При таких

обстоятельствах, как я наблюдал во многих других случаях, результаты не могут ни в какой степени считаться достоверными. Тем не менее, я считаю себя обязанным привести результаты измерений.

Таблица XXI

№ горшка	Растения, полученные от перекрестного опыления между различными цветками одного и того же растения	Растения, полученные от цветков, опыленных своей собственной пыльцой
	Дюймы	Дюймы
I	17	17
	9	$3^1/_8$
II	$28^2/_8$	$19^1/_8$
	$16^4/_8$	6
	$13^5/_8$	2
III	4	$15^6/_8$
	$2^2/_8$	10
IV	$23^4/_8$	$6^2/_8$
	$15^4/_8$	$7^1/_8$
V	7	$13^4/_8$
VI	$18^3/_8$	$1^4/_8$
	11	2
VII	21	$15^1/_8$
Густой посев	$11^6/_8$	11
	$12^1/_8$	$11^2/_8$
Сумма высот в дюймах	210,88	140,75

Здесь пятнадцать перекрестноопыленных растений имели в среднем 14,05 и пятнадцать самоопыленных растений 9,38 дюйма в высоту, что дает отношение 100 : 67. Но если исключить все растения, имеющие менее 10 дюймов в высоту, то отношение высот для одиннадцати перекрестноопыленных растений и для восьми самоопыленных растений будет равно 100 : 82.

Следующей весной некоторое число оставшихся семян двух групп было подвергнуто действию совершенно одинаковых условий. Результаты измерения сеянцев приведены в таблице XXII [стр. 322].

Здесь средняя высота двадцати двух перекрестноопыленных растений равняется 16,85, а средняя высота двадцати двух самоопыленных растений 16,07 дюйма, что составляет отношение 100 : 95. Но если из растений горшка VII исключить четыре растения, которые значительно ниже всех других (и это было бы наиболее правильно), то двадцать одно перекрестноопыленное растение относилось бы по высоте к девятнадцати самоопыленным растениям, как 100 : 100,6, что указывает

на то, что они равны. Все растения, за исключением густо посеянных в горшке VIII, после измерения их были срезаны; восемнадцать перекрестноопыленных растений весили 10 унций, тогда как то же число самоопыленных растений весило $10\frac{1}{4}$ унции, что дает отношение 100 : 102,5; но если бы карликовые

Таблица XXII

№ горшка	Растения, полученные от перекрестного опыления между различными цветками одного и того же растения	Растения, полученные от цветков, опыленных своей собственной пыльцой
	Дюймы	Дюймы
I	$15\frac{1}{8}$	$19\frac{1}{8}$
	12	$20\frac{5}{8}$
	$10\frac{1}{8}$	$12\frac{6}{8}$
II	$16\frac{2}{8}$	$11\frac{2}{8}$
	$13\frac{5}{8}$	$19\frac{3}{8}$
	$20\frac{1}{8}$	$17\frac{4}{8}$
III	$18\frac{7}{8}$	$12\frac{6}{8}$
	15	$15\frac{6}{8}$
	$13\frac{7}{8}$	17
IV	$19\frac{2}{8}$	$16\frac{2}{8}$
	$19\frac{6}{8}$	$21\frac{5}{8}$
V	$25\frac{3}{8}$	$22\frac{5}{8}$
VI	15	$19\frac{5}{8}$
	$20\frac{2}{8}$	$16\frac{2}{8}$
	$27\frac{2}{8}$	$19\frac{5}{8}$
VII	$7\frac{6}{8}$	$7\frac{6}{8}$
	14	8
	$13\frac{4}{8}$	7
VIII Густой посев	$18\frac{2}{8}$	$20\frac{3}{8}$
	$18\frac{6}{8}$	$17\frac{6}{8}$
	$18\frac{3}{8}$	$15\frac{4}{8}$
	$18\frac{3}{8}$	$15\frac{1}{8}$
Сумма высот в дюймах	370,88	353,66

растения в горшке VII были исключены, то самоопыленные растения превзошли бы по весу перекрестноопыленные еще в большей степени. Во всех предыдущих опытах, в которых сеянцы были получены в результате перекрестного опыления между различными растениями и были поставлены в условия конкуренции с самоопыленными растениями, первые обыкновенно зацветали раньше, но в настоящем случае

из восьми горшков в семи самоопыленное растение зацвело ранее перекрестноопыленного растения противоположной стороны. Принимая в соображение все данные касательно растений, приведенные в таблице XXII, можно сделать вывод, что перекрестное опыление между двумя цветками одного и того же растения, повидимому, не дает никакого преимущества полученному таким путем потомству, так как самоопыленные растения превосходят их по весу.[17] Но эти выводы не могут считаться абсолютно достоверными, вследствие результатов измерений, приведенных в таблице XXI, хотя последние, по указанной уже причине, являются гораздо менее достоверными, чем данные измерений, приведенные в таблице XXII.

Итоги наблюдений над Mimulus luteus.— В первых трех поколениях перекрестноопыленных и самоопыленных растений измерялось лишь одно наиболее высокое растение с каждой стороны нескольких горшков, и средняя высота десяти перекрестноопыленных растений относилась к средней высоте десяти самоопыленных растений, как 100 : 64 [65]. Перекрестноопыленные растения были значительно более плодовиты по сравнению с самоопыленными и настолько более мощны, что превосходили их по высоте даже в том случае, когда они высевались на противоположной стороне одного и того же горшка с запозданием на четыре дня. Такое же превосходство перекрестноопыленных растений проявилось также вполне ясно в том случае, когда обе группы семян были посеяны на противоположных сторонах горшка с очень бедной почвой, заполненной корнями другого растения. В одном случае перекрестноопыленные и самоопыленные сеянцы, росшие в плодородной почве и не поставленные в условия конкуренции друг с другом, достигли одинаковой высоты. Если мы обратимся к четвертому поколению, то увидим, что два наиболее высоких перекрестноопыленных растения превосходили лишь на немного два наиболее высоких самоопыленных растения, и одно из последних растений превзошло соответствующее ему перекрестноопыленное растение противоположной стороны — обстоятельство, которое не наблюдалось в предыдущих поколениях. Это одержавшее верх самоопыленное растение принадлежало к новой белоцветковой разновидности, которая достигала большей высоты, чем прежние разновидности с желтоватыми цветками. С самого начала она представлялась несколько более плодовитой при самоопылении, чем прежние разновидности, и в последующих самоопыленных поколениях она становилась все более самофертильной. В шестом поколении самоопыленные растения этой разновидности по сравнению с перекрестноопыленными растениями образовали коробочки в отношении 147 : 100, причем обеим группам была предоставлена возможность самоопыляться естественным путем. В седьмом поколении двадцать цветков одного из этих растений в результате искусственного самоопыления образовали не менее девятнадцати очень хороших коробочек!

Эта разновидность настолько полно передавала свои признаки всем последующим самоопыленным поколениям, вплоть до последнего, или девятого, что все полученные многочисленные растения обнаруживали полное единообразие признаков, составляя тем самым значительный контраст с сеянцами, полученными из покупных семян. Все же эта разновидность удерживала до конца скрытую тенденцию образовывать желтые цветки, так как в том случае, когда растение восьмого самоопыленного поколения было опылено пыльцой растения с желтыми цветками линии Челси, то все без исключения сеянцы дали

желтые цветки. Подобная же разновидность, по крайней мере в отношении окраски ее цветков, появилась среди перекрестноопыленных растений третьего поколения. Вначале на это не было обращено внимания, и я не знаю, насколько она была вначале использована при перекрестном опылении и при самоопылении. В пятом поколении бо́льшая часть самоопыленных растений, а в шестом и во всех последующих поколениях все без исключения растения состояли из этой разновидности, и, несомненно, это частично объяснялось ее большой и все увеличивающейся самофертильностью. С другой стороны, она исчезла среди перекрестноопыленных растений более поздних поколений, и, вероятно, это явилось следствием продолжавшегося перекрестного опыления между различными растениями. Вследствие того, что эта разновидность обладала высоким ростом, самоопыленные растения превосходили по высоте перекрестноопыленные растения во всех поколениях, от пятого до седьмого включительно, и, несомненно, продолжали бы превосходить их и в более поздних поколениях, если бы эти обе группы растений росли в условиях конкуренции друг с другом. В пятом поколении перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 126, в шестом — как 100 : 147 и в седьмом поколении — как 100 : 137. Это превосходство по высоте может быть приписано не только тому, что эта разновидность по своей природе была более высокой по сравнению с другими растениями, но также и тому, что она обладала своеобразной конституцией, благодаря которой не испытывала на себе вредного действия продолжавшегося самоопыления.

Возникновение этой разновидности является случаем, поразительно сходным со случаем возникновения растения, названного «героем», которое появилось в шестом самоопыленном поколении Ipomoea. Если бы семена, образованные «героем», были в таком же большом избытке по сравнению с семенами, образованными другими растениями, как это наблюдалось в случае с Mimulus, и если бы все семена были смешаны вместе, то потомки «героя» численно возросли бы до полного вытеснения обыкновенных растений в более поздних самоопыленных поколениях, и, будучи по своей природе более высокими, они превосходили бы по высоте перекрестноопыленные растения в каждом последующем поколении.

Некоторые из самоопыленных растений шестого поколения были перекрестно опылены между собой, так же как и некоторые из растений восьмого поколения, и сеянцы, полученные от этих опылений, выращивались в условиях конкуренции с самоопыленными растениями двух соответствующих поколений. В первом опыте перекрестноопыленные между собой растения были менее плодовиты, чем самоопыленные, и менее высоки в отношении 100 : 110. Во втором опыте перекрестноопыленные между собой растения были более плодовиты, чем самоопыленные, в отношении 100 : 73 и более высоки в отношении 100 : 92. Несмотря на то, что самоопыленные растения во втором опыте являлись продуктом двух лишних самоопыленных поколений, я не могу понять этого расхождения результатов двух аналогичных опытов.

Самыми важными из всех опытов с Mimulus являются те, в которых цветки растений восьмого самоопыленного поколения были снова самоопылены, другие цветки на различных растениях этой же группы

были опылены между собой перекрестно и, наконец, третьи были опылены новой линией растений из Челси. Сеянцы, опыленные линией Челси, относились по высоте к перекрестноопыленным между собой сеянцам, как 100 : 56, а по плодовитости — как 100 : 4; к самоопыленным растениям они относились по высоте, как 100 : 52, а по плодовитости — как 100 : 3. Растения, опыленные линией Челси, были также значительно более холодостойкими, чем растения двух других групп. Таким образом, в общем выгода от перекрестного опыления свежей линией была удивительно велика.

Наконец, сеянцы, полученные от скрещивания между цветками одного и того же растения, не превосходили сеянцев, полученных от цветков, опыленных своей собственной пыльцой, но этот результат не может вполне заслуживать доверия, если учесть некоторые предыдущие наблюдения, которые, однако, были сделаны при очень неблагоприятных обстоятельствах.

Digitalis purpurea

Цветки обычной наперстянки протерандричны, т. е. пыльца их созревает и в большей своей части высыпается прежде, чем рыльце того же цветка готово к опылению. Опыление осуществляется при помощи более крупных шмелей, которые в поисках за нектаром переносят пыльцу от цветка к цветку. Две верхние и более длинные тычинки высыпают свою пыльцу прежде, нежели две нижние и более короткие. Значение этого факта, как замечает д-р Огл,* состоит, вероятно, в том, что пыльники более длинных тычинок находятся близ рыльца, так что наиболее вероятным было бы опыление ими, а так как избежать самоопыления выгодно, то они высыпают свою пыльцу первыми, уменьшая, таким образом, вероятность самоопыления.[18] Однако опасность самоопыления невелика до тех пор, пока не откроется двураздельное рыльце, так как Гильдебранд** нашел, что пыльца, помещенная на рыльце до его открывания, не производит никакого действия. Пыльники, которые имеют большие размеры, расположены сначала поперечно по отношению к трубке венчика, и если бы они открылись, находясь в этом положении, то, как замечает также д-р Огл, они без всякой пользы запачкали бы пыльцой всю спинку и бока проникающего в цветок шмеля; однако, прежде чем открыться, пыльники перекручиваются и располагаются продольно. Нижняя и внутренняя сторона зева венчика густо покрыта волосками, которые собирают так много падающей пыльцы, что я видел нижнюю часть поверхности [тела] шмеля, обильно осыпанную ею; но эта пыльца никогда не может быть нанесена на рыльце, потому что шмель, покидая цветок, не поворачивается кверху своей нижней поверхностью. Поэтому я был в недоумении — приносят ли эти волоски какую-либо пользу. Но м-р Белт, по-моему, объяснил приносимую ими пользу: более мелкие виды пчел непригодны для опыления цветков, и если бы им была дана возможность легко проникать в цветок, они похищали бы много нектара, и тогда цветки посещались бы меньшим числом больших пчел. Шмели могут вползать в висящие цветки с очень большой легкостью, пользуясь «волосками в качестве опоры для ножек во время высасывания меда; но для более мелких пчел эти волоски составляют препятствие, и когда, наконец, пробившись через них, они достигают в верхней части цветка скользкой и крутой поверхности, то они окончательно бывают

* Ogle, «Popular Science Review», Jan. 1870, стр. 50.

** Hildebrand, «Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen», 1867, стр. 20.

сбиты с толку». М-р Белт говорит, что он наблюдал в Северном Уэльсе многие цветки в течение всего сезона и «лишь один раз видел небольшую пчелу, которая достигла нектарника, хотя было видно, что многие пчелы тщетно пытались это сделать».*

Я изолировал под сеткой растение, росшее у себя на родине в грунту в Северном Уэльсе, и опылил шесть цветков, причем каждый своей собственной пыльцой, а шесть других — пыльцой от другого растения, росшего на расстоянии нескольких футов. Покрытое сеткой растение время от времени сильно встряхивалось, чтобы имитировать действие сильного ветра и тем, насколько возможно, облегчить самоопыление. Это растение принесло девяносто два цветка (помимо двенадцати искусственно опыленных), и из них лишь двадцать четыре образовали коробочки, между тем как почти все цветки окружающих непокрытых растений завязали плоды. Из двадцати четырех самоопылившихся естественным путем коробочек лишь две содержали полное количество семян; шесть содержали среднее количество, а остальные шестнадцать — чрезвычайно мало семян. Небольшое количество пыльцы, оставшейся в пыльниках после того, как они лопнули, и случайно попавшей на рыльце в то время, когда оно созрело, должно быть и явилось тем способом, который привел к частичному самоопылению вышеупомянутых двадцати четырех цветков, так как ни края венчика во время его завядания не закручиваются внутрь, ни опадающие цветки не поворачиваются вокруг своей оси таким образом, чтобы привести покрытые пыльцой волоски, которыми одета нижняя поверхность цветка, в соприкосновение с рыльцем, — два способа, каждым из которых могло бы осуществиться самоопыление.

Семена из вышеупомянутых перекрестноопыленных и самоопыленных коробочек, после прорастания на голом песке, были посажены попарно на противоположных сторонах пяти горшков средней величины, которые находились в оранжерее. Через некоторое время растения обнаружили признаки голодания и поэтому, не будучи потревожены, были вынуты из горшков и посажены в открытом грунту в два тесно расположенных параллельных ряда. Таким образом, они были поставлены в условия умеренно суровой конкуренции друг с другом, но далеко не столь суровой, какой они подверглись бы, если бы были оставлены в горшках. В то время, когда они были высажены, их листья имели от 5 до 8 дюймов в длину, и был измерен самый длинный лист у лучшего растения на каждой стороне горшка. Оказалось, что листья перекрестноопыленных растений превосходили в среднем листья самоопыленных растений на 0,4 дюйма.

На следующее лето у каждого из растений в тот момент, когда они вполне выросли, был измерен наиболее высокий цветонос. Имелось семнадцать перекрестноопыленных растений; но одно из них не дало цветоноса. Вначале имелись также семнадцать самоопыленных растений, но последние имели настолько слабую конституцию, что не менее девяти из них погибло в течение зимы и весны, и для измерения осталось всего восемь экземпляров. Результаты измерений приведены в следующей таблице [см. табл. XXIII, стр. 327].

Средняя высота цветоносов шестнадцати перекрестноопыленных растений равняется здесь 51,33 дюйма, а средняя высота восьми самоопыленных растений — 35,87, что дает отношение 100 : 70. Но эта разница в высоте совершенно не дает правильного представления об огромном превосходстве перекрестноопыленных растений. Последние образовали вместе всего шестьдесят четыре цветоноса, причем каждое растение в среднем дало ровно по четыре цветоноса; в то же время

* Belt, «The Naturalist in Nicaragua», 1874, стр. 132. Но из данных Г. Мюллера (H. Müller, «Die Befruchtung der Blumen», 1873, стр. 285) видно, что мелким насекомым иногда удается проникнуть в цветки.

восемь самоопыленных растений образовали лишь пятнадцать цветоносов, — каждое растение образовало в среднем только 1,87 цветоноса, и последние имели менее пышный вид. Мы можем представить результаты и иным способом: число цветоносов перекрестноопыленных растений относилось к числу цветоносов равного числа самоопыленных растений, как 100 : 48.

Таблица XXIII

Самый высокий цветонос каждого измеренного растения;
0 *обозначает, что растение погибло до образования цветоноса*

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$53^6/_8$	$27^4/_8$
	$57^4/_8$	$55^6/_8$
	$57^6/_8$	0
	65	0
II	$34^4/_8$	39
	$52^4/_8$	32
	$63^6/_8$	21
III	$57^4/_8$	$53^4/_8$
	$53^4/_8$	0
	$50^6/_8$	0
	$37^2/_8$	0
IV	$64^4/_8$	$34^4/_8$
	$37^4/_8$	$23^6/_8$
	—	0
V	53	0
	$47^6/_8$	0
	$34^6/_8$	0
Сумма высот в дюймах	821,25	287,00

Три прорастающих перекрестноопыленных семени были посажены в трех отдельных горшках, а три самоопыленных семени, проросших в такой же степени, — в трех других горшках. Следовательно, эти растения вначале не были поставлены в условия конкуренции друг с другом и по перенесении из горшков в открытый грунт были посажены на умеренном расстоянии друг от друга — так, что были помещены в условия значительно менее суровой конкуренции, чем растения в случае, описанном выше. Наиболее длинные листья трех перекрестноопыленных растений в момент высадки превосходили листья самоопыленных

растений весьма незначительно, а именно, в среднем, всего на 0,17 дюйма. Достигнув полного развития, три перекрестноопыленных растения образовали двадцать шесть цветоносов, из которых два наиболее высоких на каждом растении имели в среднем 54,04 дюйма в высоту. Три самоопыленных растения образовали двадцать три цветоноса, из которых два наиболее высоких на каждом растении имели в среднем в высоту 46,18 дюйма. Таким образом, разница между этими двумя группами, которые едва ли конкурировали друг с другом, является намного меньшей, чем разница, наблюдавшаяся в предыдущем случае, где имела место не особенно сильная конкуренция; а именно, отношение высот было равно 100 : 85, вместо 100 : 70.

Действие на потомство перекрестного опыления между различными цветками одного и того же растения по сравнению с действием перекрестного опыления между различными особями. — Хорошо развитое растение, росшее в моем саду (один из предыдущих сеянцев), было покрыто сеткой, и шесть цветков были опылены пыльцой другого цветка того же растения, а другие шесть были опылены своей собственной пыльцой. Все цветки образовали хорошие коробочки. Семена каждой из них были помещены на отдельные часовые стекла, и наглаз между обеими группами семян нельзя было обнаружить никакого различия. Когда они были взвешены, то сколько-нибудь значительной разницы между ними не обнаруживалось, так как семена самоопыленных коробочек весили 7,65 грана, а семена перекрестноопыленных коробочек весили 7,7 грана. Следовательно, стерильность настоящего вида в том случае, когда исключена возможность посещения насекомыми, не является следствием функциональной неспособности пыльцы при нанесении на рыльце того же цветка. С обеими группами семян и сеянцев поступали совершенно так же, как и с растениями, представленными в предыдущей таблице (XXIII), за исключением того, что после посадки семян на противоположных сторонах восьми горшков все оставшиеся семена были густо посеяны на противоположных сторонах горшков IX и X, указанных в таблице XXIV. В течение следующей весны молодые растения, не будучи потревожены, были вынуты из горшков и высажены в открытый грунт двумя не очень тесно расположенными рядами; таким образом, они были поставлены в условия лишь умеренно сильной конкуренции друг с другом. Совершенно отлично от того, что произошло в первом опыте, в котором растения подвергались довольно суровой конкуренции друг с другом, в рассматриваемом случае одинаковое число растений на каждой стороне либо погибло, либо не образовало цветоносов. Наиболее высокие цветоносы выживших растений были измерены, и результаты измерений приведены в нижеследующей таблице [см. табл. XXIV, стр. 329].

Средняя высота цветоносов двадцати пяти перекрестноопыленных растений во всех горшках, взятых вместе, равняется 43,12 дюйма, а средняя высота двадцати пяти самоопыленных растений — 39,82, что дает отношение 100 : 92. С целью проверки этого результата растения, посаженные парами в горшках с I по VIII, были рассмотрены в отдельности каждое, и средняя высота шестнадцати перекрестноопыленных растений здесь оказалась равной 44,9, а средняя высота шестнадцати самоопыленных растений 42,03, что дает отношение 100 : 94. Растения, выращенные из семян, густо посеянных в горшках IX и X, и подвергавшиеся весьма суровой взаимной конкуренции, снова были измерены каждое в отдельности, и средняя высота девяти перекрестноопыленных растений была равна 39,86, а средняя высота девяти самоопыленных растений 35,88 дюйма, что дает отношение 100 : 90. Растения этих двух последних горшков (IX и X) после измерения были срезаны до самой поверхности почвы и взвешены: девять перекрестноопыленных растений весили 57,66 унции, а девять самоопыленных растений 45,25 унции, что составляет отношение 100 : 78. В общем, мы можем сделать вывод,

Таблица XXIV

N.B. 0 *обозначает, что растение погибло или не образовало цветоноса*

№ горшка	Растения, полученные от перекрестного опыления между различными цветками одного и того же растения	Растения, полученные из цветков, опыленных своей собственной пыльцой
	Дюймы	Дюймы
I	$49^4/_8$ $46^7/_8$ $43^6/_8$	$45^5/_8$ 52 0
II	$38^4/_8$ $47^4/_8$ 0	$54^4/_8$ $47^4/_8$ $32^5/_8$
III	$54^7/_8$	$46^5/_8$
IV	$32^1/_8$ 0 $43^7/_8$	$41^3/_8$ $29^7/_8$ $37^1/_8$
V	$46^6/_8$ $40^4/_8$ 43	$42^1/_8$ $42^1/_8$ 0
VI	$48^2/_8$ $46^2/_8$	$47^7/_8$ $48^3/_8$
VII	$48^5/_8$ 42	25 $40^5/_8$
VIII	$46^7/_8$	$39^1/_8$
IX Густой посев	49 $50^3/_8$ $46^3/_8$ $47^6/_8$ 0	$30^3/_8$ 15 $36^7/_8$ $44^1/_8$ $31^6/_8$
X Густой посев	$46^4/_8$ $35^2/_8$ $24^5/_8$ $41^4/_8$ $17^3/_8$	$47^7/_8$ 0 $34^7/_8$ $40^7/_8$ $41^1/_8$
Сумма высот в дюймах	1078,00	995,38

в особенности на основании данных взвешиваний, что сеянцы, полученные от перекрестного опыления между цветками одного и того же растения, обнаруживают несомненное, хотя и небольшое, превосходство над сеянцами, полученными от цветков, опыленных своей собственной пыльцой, особенно в том случае, когда растения находились в условиях жестокой взаимной конкуренции. Но наблюдаемое в данном случае превосходство значительно меньше, чем превосходство, проявленное потомством, полученным от перекрестного опыления между различными растениями, так как растения этого поколения превосходили самоопыленные растения по высоте в отношении 100 : 70 и по числу цветоносов в отношении 100 : 48. Таким образом, Digitalis отличается от Ipomoea и, конечно, от Mimulus, так как у этих двух видов перекрестное опыление между цветками одного и того же растения не дает хороших результатов.

Calceolaria

Кустовая оранжерейная разновидность с желтыми цветами, покрытыми пурпурными пятнами

Цветки этого рода устроены таким образом, что способствуют перекрестному опылению, почти обеспечивая его.* М-р Андерсон ** замечает, что для того, чтобы сохранить какой-либо сорт в чистоте, необходимо прилагать все старания к тому, чтобы предотвратить посещения насекомых. Он добавляет интересное замечание, что в том случае, когда венчик совершенно срезан, насекомые, по его наблюдениям, никогда не обнаруживают и не посещают цветков. Это растение, однако, самофертильно в том случае, когда посещение насекомыми исключено. Мною было поставлено так мало опытов, что едва ли они заслуживают того, чтобы их приводить.

Перекрестноопыленные и самоопыленные семена были посеяны на противоположных сторонах горшка, и через некоторое время перекрестноопыленные сеянцы несколько превосходили по высоте самоопыленные. После того как они еще немного выросли, длина наиболее длинных листьев у первых равнялась почти 3 дюймам, тогда как длина наиболее длинных листьев у самоопыленных растений равнялась лишь 2 дюймам. Вследствие несчастного случая и того, что горшок был слишком мал, на каждой стороне выросло и зацвело лишь по одному растению; перекрестноопыленное растение имело $19^1/_2$ дюйма в высоту, а самоопыленное — 15 дюймов, что дает отношение 100 : 77.

Linaria vulgaris

Во вводной главе было упомянуто о том, что много лет назад мною были выращены две большие гряды этого растения из перекрестноопыленных и самоопыленных семян и что между этими двумя группами наблюдалась заметная разница по высоте и по общему виду. Опыт был впоследствии повторен с большой тщательностью, но так как это было одно из первых растений, с которыми я экспериментировал, то я не следовал своему обычному методу. Семена были взяты от дикорастущих растений, росших поблизости, и посеяны в моем саду в бедную почву. Пять растений были покрыты сеткой; другие были оставлены доступными для посещения пчел, которые беспрерывно посещают цветки этого вида и которые, согласно Г. Мюллеру, являются единственными опылителями [этого вида]. [19] Этот

* Гильдебранд; цитировано по Г. Мюллеру (H. Müller, «Die Befruchtung der Blumen», 1873, стр. 277).

** Anderson, «Gardeners' Chronicle», 1853, стр. 534.

превосходный наблюдатель замечает,* что, так как рыльце лежит между пыльниками и созревает одновременно с ними, то самоопыление здесь возможно. Но защищенными сеткой растениями было образовано так мало семян, что, повидимому, пыльца и рыльце в одном и том же цветке обладают слабой способностью к взаимодействию.

Растения, оставленные незащищенными, дали многочисленные коробочки, собранные в плотные соцветия. Пять таких коробочек были исследованы, причем обнаружилось, что они содержат одинаковое число семян. Число это при подсчете семян в одной коробочке оказалось равным 166. Пять изолированных растений все вместе образовали лишь двадцать пять коробочек, из которых пять были значительно лучше всех других, и эти коробочки содержали в среднем 23,6 семени, с максимальным числом 55 в одной из них. Таким образом, число семян в коробочках незащищенных растений относилось к среднему числу семян в наилучших коробочках защищенных растений, как 100 : 14.

Несколько семян, самоопылившихся под сеткой естественным путем, и несколько семян от незащищенных растений, опылившихся естественным путем и почти наверно опыленных перекрестно пчелами, было посеяно отдельно в двух больших горшках одинаковых размеров; таким образом, обе группы сеянцев не были поставлены в условия взаимной конкуренции. Три из перекрестноопыленных растений в момент полного цветения были измерены, но не принималось мер к тому, чтобы выбрать наиболее высокие растения; высота их была равна $7^4/_8$, $7^2/_8$ и $6^4/_8$ дюйма, составляя в среднем 7,08 дюйма. Затем были тщательно отобраны три наиболее высоких из всех самоопыленных растений, и высота их равнялась $6^3/_8$, $5^5/_8$ и $5^2/_8$, составляя в среднем 5,75 дюйма. Таким образом, растения, опыленные перекрестно естественным путем, относились по высоте к растениям, самоопыленным естественным путем, по меньшей мере, как 100 : 81.

Verbascum thapsus

Цветки этого растения посещаются различными насекомыми, главным образом пчелами, ради его пыльцы. Г. Мюллер, однако, показал («Die Befruchtung», etc., стр. 277), что *V. nigrum* выделяет мелкие капли нектара. Расположение репродуктивных органов, хотя и совсем несложное, благоприятствует перекрестному опылению, и даже различные виды часто скрещиваются между собой, о чем можно судить по тому, что в этом роде было отмечено большее число образовавшихся естественным путем гибридов, чем в каком-либо другом.** Тем не менее, рассматриваемый вид при устранении посещения насекомыми вполне самофертилен, так как растение, защищенное сеткой, в такой же мере было густо покрыто прекрасными коробочками, как и окружающие неизолированные растения. *Verbascum lychnitis* менее самофертилен, так как некоторые защищенные растения дали не вполне такое же количество коробочек, какое образовали соседние неизолированные растения. [20]

Растения *V. thapsus* были выращены с определенной целью из самоопыленных семян; некоторые цветки на этих растениях были снова самоопылены, образовав семена второго самоопыленного поколения; другие же цветки были опылены пыльцой другого растения. Полученные таким образом семена были посеяны на противоположных сторонах четырех больших горшков. Однако они прорастали так

* H. Müller, «Die Befruchtung», etc., стр. 279.

** Я привел поразительный случай, когда большое число подобных гибридов между *V. thapsus* и *lychnitis* было найдено в дикорастущем состоянии, в «Journal of Linn. Soc. Bot.», т. X, стр. 451.

неправильно (перекрестноопыленные сеянцы обычно всходили первыми), что я мог сохранить лишь шесть пар сеянцев одного возраста. Эти растения были измерены в момент полного цветения, и результаты приведены в помещенной здесь таблице (XV):

ТАБЛИЦА XXV

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения второго поколения
	Дюймы	Дюймы
I	76	53⁴/₈
II	54	66
III	62 60⁵/₈	75 30⁴/₈
IV	73 66⁴/₈	62 52
Сумма высот в дюймах	392,13	339,00

Здесь мы видим, что из самоопыленных растений два превосходят по высоте соответствующие им перекрестноопыленные растения противоположной стороны. Тем не менее, средняя высота шести перекрестноопыленных растений равна 65,34 дюйма, а средняя высота шести самоопыленных растений 56,5 дюйма, что дает отношение 100 : 86.

Vandellia nummularifolia

Семена этого небольшого индийского сорняка, который образует как нормальные, так и клейстогамные * цветки, были присланы мне м-ром Ж. Скоттом из Калькутты.

Клейстогамные цветки чрезвычайно мелки, несовершенно развиты и никогда не раскрываются; дают, однако, большое количество семян. Нормальные — открытые цветки также мелки и имеют белую окраску с пурпурными пятнами. Они обычно образуют семена, хотя утверждалось и обратное; они образуют семена даже тогда, когда они защищены от насекомых. Они имеют довольно сложное строение и, повидимому, приспособлены к перекрестному опылению, но подробно мною не изучались.[21] Их нелегко опылять искусственно, и возможно, что некоторые из цветков, относительно которых я думал, что мне удалось опылить их перекрестно, после опылились под сеткой естественным путем. Шестнадцать коробочек от перекрестноопыленных нормальных цветков содержали в среднем девяносто три семени (с максимальным числом 137 в одной из коробочек), а три-

* Удачный термин клейстогамный был предложен Куном в статье, посвященной этому роду (Kuhn, «Bot. Zeitung», 1867, стр. 65).

надцать коробочек от самоопыленных нормальных цветков содержали шестьдесят два семени (с максимальным числом 135 в одной из коробочек), что составляет отношение 100 : 67. Но я подозреваю, что это значительное превышение было случайным, так как в одном случае девять перекрестноопыленных коробочек были сравнены с семью самоопыленными коробочками (и те и другие были включены в вышеприведенное число) и оказалось, что они содержат почти в точности одно и то же среднее число семян. Добавлю, что пятнадцать коробочек от самоопыленных клейстогамных цветков содержали в среднем шестьдесят четыре семени, с максимальным числом 87 в одной из них.

Перекрестноопыленные и самоопыленные семена нормальных цветков и другие семена от самоопыленных клейстогамных цветков были посеяны в пяти горшках, из которых каждый был разделен на поверхности на три отделения. Сеянцы были прорежены в раннем возрасте таким образом, что в каждом из трех отделений было оставлено по двадцати растений. Перекрестноопыленные растения в момент полного цветения имели в высоту в среднем 4,3 дюйма, а самоопыленные растения от нормальных цветков 4,27 дюйма, что дает отношение 100 : 99. Самоопыленные растения, происшедшие из клейстогамных цветков, имели в среднем 4,06 дюйма в высоту; таким образом, перекрестноопыленные растения относились к последним по высоте, как 100 : 94.

Я решил снова сравнить рост растений, выращенных из семян, полученных от перекрестного опыления и от самоопыления нормальных цветков, и получил две свежие порции семян. Эти семена были посеяны на противоположных сторонах пяти горшков, но не были достаточно прорежены, в результате чего росли довольно скученно. Когда они вполне выросли, то были отобраны все растения выше 2 дюймов, а все растения ниже этой мерки были отброшены; первые состояли из сорока семи перекрестноопыленных и сорока одного самоопыленного растения; таким образом, высоты больше 2 дюймов достигло большее число перекрестноопыленных, чем самоопыленных растений. Из перекрестноопыленных растений двадцать четыре наиболее высоких имели в среднем высоту 3,6 дюйма, тогда как двадцать четыре наиболее высоких самоопыленных растения имели в среднем 3,38 д. в высоту, что дает отношение 100 : 94. Все эти растения были затем срезаны у самой поверхности почвы, и сорок семь перекрестноопыленных растений весили 1090,3 грана, а сорок одно самоопыленное растение весило 887,4 грана. Следовательно, одинаковое число перекрестноопыленных растений относилось бы по весу к самоопыленным растениям, как 100 : 97. Из этих различных фактов мы можем сделать вывод, что перекрестноопыленные растения обнаруживали некоторое реальное, хотя и очень небольшое, превосходство по высоте и по весу над самоопыленными растениями в том случае, когда те и другие выращивались в условиях конкуренции друг с другом.

Перекрестноопыленные растения, однако, уступали в отношении плодовитости растениям самоопыленным. Шесть наилучших растений было отобрано из сорока семи перекрестноопыленных растений и шесть из сорока одного самоопыленного растения; первые образовали 598 коробочек, тогда как последние, т. е. самоопыленные растения, образовали 752 коробочки. Все эти коробочки возникли из клейстогамных цветков, так как растения в течение всего этого сезона не образовали ни одного нормального цветка. В десяти коробочках, образованных клейстогамными цветками перекрестноопыленных растений, были сосчитаны семена, и среднее число равнялось 46,4 на коробочку, тогда как число семян в десяти коробочках, образованных клейстогамными цветками самоопыленных растений, равнялось 49,4, что дает отношение 100 : 106.

III. GESNERIACEAE

Gesneria pendulina

У Gesneria многие части цветка расположены почти по тому же плану, что и у Digitalis, * и бо̀льшая часть или даже все виды [ее] являются дихогамными. Растения были выращены из семян, присланных мне Фрицем Мюллером из Южной Бразилии. Семь цветков были опылены пыльцой другого растения и образовали семь коробочек, содержавших по весу 3,01 грана семян. Семь цветков на том же растении были опылены своей собственной пыльцой, и образовавшиеся из них семь коробочек содержали точно такое же весовое количество семян. Прорастающие семена были посажены на противоположных сторонах четырех горшков, и вполне выросшие растения были измерены до верхушек их листьев.

Таблица XXVI

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	42 2/8 24 4/8	39 27 3/8
II	33 27	30 6/8 19 2/8
III	33 4/8 29 4/8	31 7/8 28 6/8
IV	30 6/8 36	29 6/8 26 3/8
Сумма высот в дюймах	256,50	233,13

Средняя высота восьми перекрестноопыленных растений равна 32,06 дюйма, а средняя высота восьми самоопыленных растений 29,14, что дает отношение 100 : 90.

IV. LABIATAE

Salvia coccinea **

Этот вид, в отличие от большинства видов этого же рода, образует большое количество семян в том случае, когда прегражден доступ насекомым. Я собрал девяносто восемь коробочек, образованных цветками, самоопылившимися естественным путем под сеткой; они содержали в среднем 1,45 семени, тогда как цветки,

* Dr. Ogle, «Popular Science Review», янв. 1870, стр. 51.
** Изумительные механические приспособления у представителей этого рода, которые способствуют перекрестному опылению или же обеспечивают его, были подробно описаны Шпренгелем, Гильдебрандом, Дельпино, Г. Мюллером, Оглем и другими авторами в их многочисленных работах.

искусственно опыленные своей собственной пыльцой (в этом случае рыльце должно было получить обильное количество пыльцы), дали в среднем 3,3 семени, т. е. количество, которое больше чем в два раза превышало первое. Двадцать цветков были опылены пыльцой от другого растения, а двадцать шесть были самоопылены. В обоих этих случаях не наблюдалось большой разницы ни в относительном количестве цветков, давших коробочки, ни в числе содержавшихся в этих коробочках семян, ни в весе одинакового числа семян.

Оба рода семян были посеяны довольно густо на противоположных сторонах трех горшков. Когда сеянцы достигли приблизительно 3 дюймов в высоту, перекрестноопыленные растения обнаружили небольшое превосходство над самоопыленными. Когда сеянцы выросли на две трети, на каждой стороне каждого горшка было измерено по два наиболее высоких растения. Перекрестноопыленные имели в среднем высоту 16,37 дюйма, а самоопыленные 11,75 дюйма, что дает отношение 100 : 71. Когда растения вполне выросли и отцвели, два наиболее высоких растения на каждой стороне были снова измерены; результаты измерений приведены в таблице XXVII:

Таблица XXVII

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$32^6/_8$	25
	20	$18^6/_8$
II	$32^3/_8$	$20^6/_8$
	$24^4/_8$	$19^4/_8$
III	$29^4/_8$	25
	28	18
Сумма высот в дюймах	167,13	127,00

Здесь можно видеть, что каждое из шести наиболее высоких перекрестноопыленных растений превосходит по высоте соответствующее ему самоопыленное растение противоположной стороны; первые имели в среднем в высоту 27,85 дюйма, тогда как шесть наиболее высоких самоопыленных растений имели в среднем 21,16 дюйма, что составляет отношение 100 : 76. Во всех трех горшках первым зацветшим растением было перекрестноопыленное. Все перекрестноопыленные растения образовали 409 цветков, тогда как все самоопыленные образовали только 232 цветка, что дает отношение 100 : 57. Таким образом, перекрестноопыленные растения были в этом отношении значительно более продуктивны, чем самоопыленные.

Origanum vulgare

Это растение существует, согласно Г. Мюллеру, в двух формах: одна гермафродитная и строго протерандричная, так что почти наверно она опыляется пыльцой другого цветка; другая форма является исключительно женской, имеет меньший венчик и для того, чтобы дать семена, должна быть, конечно, опылена пыльцой другого растения. Растения, с которыми я экспериментировал, были гермафродитными;

они культивировались в течение долгого времени в моем огороде как огородная зелень и были, подобно столь многим долго культивируемым растениям, чрезвычайно стерильны. Сомневаясь в правильности видового названия, я послал образцы в Кью и убедился в том, что это был *O. vulgare*. Мои растения образовали большую дерновину и, очевидно, разрослись столонами от одного корня. Строго говоря, все они принадлежали к одной и той же особи. Моей задачей при экспериментировании с этими растениями было, во-первых, установить, будет ли перекрестное опыление между цветками, образованными растениями, имеющими разные корни, но происходящими бесполым путем от одной и той же особи, в каком-либо отношении более выгодным, чем самоопыление; и, во-вторых, вырастить для будущего опыта сеянцы, которые представляли бы собой действительно различные особи. Многие растения упомянутой выше дерновины были покрыты сеткой и от самоопылившихся таким образом естественным путем цветков было получено около двух дюжин семян (многие из которых, однако, были мелки и сморщены). Остальные растения были оставлены непокрытыми и непрестанно посещались пчелами, так что они, несомненно, были ими опылены перекрестно. Эти оставленные открытыми растения дали значительно больше семян, притом лучшего качества (однако все же очень мало), чем растения защищенные. Обе группы полученных таким образом семян были посеяны на противоположных сторонах двух горшков; над сеянцами производились тщательные наблюдения с момента их прорастания до зрелости, но ни в какой период своего развития они не различались ни по высоте, ни по мощности; важность последнего наблюдения мы сейчас увидим. Когда растения вполне выросли, наиболее крупное перекрестноопыленное растение в одном горшке было лишь немного выше, чем наиболее высокое самоопыленное растение противоположной стороны, а в другом горшке наблюдалось как раз обратное. Таким образом, фактически обе группы были одинаковы, и перекрестное опыление этого рода не принесло большей пользы, чем перекрестное опыление между двумя цветками одного и того же растения Ipomoea или Mimulus.[22]

Растения были вынуты из двух горшков, не будучи потревожены, и посажены в открытый грунт для того, чтобы они могли расти более мощно. На следующее лето все самоопыленные и некоторые из растений, опыленных квази-перекрестно, были покрыты сеткой. Многие цветки последних я опылил пыльцой другого растения а остальные были оставлены для опыления пчелами. Эти квази-перекрестноопыленные растения образовали значительно больше семян, чем первоначальные растения на большой дерновине, когда они были оставлены для опыления пчелами. Многие цветки самоопыленных растений были искусственно самоопылены, а другим была дана возможность естественного самоопыления под сеткой, но все они, вместе взятые, образовали очень мало семян. Эти две группы семян, полученные в результате перекрестного опыления между разными сеянцами, а не между растениями, размноженными столонами, как это было в предшествующем случае, и полученные в результате самоопыления, были помещены для проращивания на голый песок, и несколько равных пар сеянцев было посажено на противоположных сторонах двух больших горшков. В очень раннем возрасте перекрестноопыленные растения обнаружили некоторое превосходство над самоопыленными, которое затем все время продолжало сохраняться. Когда растения вполне выросли, два наиболее высоких перекрестноопыленных и два наиболее высоких самоопыленных растения в каждом горшке были измерены, как показано в помещенной ниже таблице. Я сожалею, что за недостатком времени я не измерил все пары, но наиболее высокие на каждой стороне, повидимому, давали правильное представление о средней разнице между двумя группами. [См. табл. XXVIII, стр. 337]·

Средняя высота перекрестноопыленных растений равна здесь 20 дюймам, а средняя высота самоопыленных 17,12 дюйма, что дает отношение 100 : 86.

Но это превышение по высоте ни в какой степени не дает правильного представления об огромном превосходстве по мощности перекрестноопыленных растений над самоопыленными. Перекрестноопыленные растения цвели первыми и дали тридцать цветоносов, тогда как самоопыленные образовали только пятнадцать, т. е. половинное число цветоносов. Затем горшки с растениями были прикопаны на грядке,

Таблица XXVIII

№ горшка	Перекрестноопыленные растения (два наиболее высоких в каждом горшке)	Самоопыленные растения (два наиболее высоких в каждом горшке)
I	Дюймы	Дюймы
	26	24
	21	21
II	17	12
	16	$11^4/_8$
Сумма высот в дюймах	80,0	68,5

корни, вероятно, вышли из отверстий, находящихся в дне, и это обстоятельство способствовало их росту. В начале следующего лета превосходство перекрестноопыленных растений, вследствие их разрастания столонами, над самоопыленными растениями было поистине изумительно. В горшке I (следует напомнить, что употреблялись большие горшки) овальная группа перекрестноопыленных растений имела в длину 10 и в поперечнике $4^1/_2$ дюйма, а наиболее высокий еще молодой стебель имел в высоту $5^1/_2$ дюйма, в то время как группа самоопыленных растений на противоположной стороне того же горшка имела лишь $3^1/_2$ дюйма в длину и $2^1/_2$ дюйма в ширину, а наиболее высокий молодой стебель имел в высоту 4 дюйма. В горшке II группа перекрестноопыленных растений имела 18 дюймов в длину и 9 дюймов в ширину, а наиболее высокий молодой стебель имел в высоту $8^1/_2$ дюйма, тогда как группа самоопыленных растений на противоположной стороне того же горшка имела 12 дюймов в длину и $4^1/_2$ дюйма в ширину, а самый высокий молодой стебель имел 6 дюймов в высоту. Перекрестноопыленные растения в течение этого сезона, как и в течение предыдущего, цвели первыми. Как перекрестноопыленные, так и самоопыленные растения, будучи оставлены незащищенными от посещения пчел, явно образовали значительно более семян, чем их прародители — растения первоначальной группы, все еще росшие близ них в том же саду и равным образом предоставленные опылению пчелами.

V. ACANTHACEAE

Thunbergia alata

Из описания Гильдебранда («Bot. Zeitung», 1867, стр. 285) явствует, что бросающиеся в глаза цветки этого растения приспособлены к перекрестному опылению.[23] Сеянцы два раза выращивались из покупных семян, но в начале лета, когда с ними впервые проводились опыты, они были весьма бесплодны, причем многие

из пыльников почти не имели пыльцы. Тем не менее, осенью эти же самые растения образовали естественным путем большое количество семян. В течение двух лет двадцать шесть растений были опылены пыльцой другого растения, но они дали всего одиннадцать коробочек, и эти коробочки содержали очень мало семян! Двадцать восемь цветков были опылены пыльцой того же самого цветка и образовали всего десять коробочек, которые, однако, содержали значительно больше семян, чем коробочки, опыленные перекрестно. Восемь пар прорастающих семян были посажены на противоположных сторонах пяти горшков, и ровно половина перекрестноопыленных и половина самоопыленных растений превосходили по высоте соответствующие им растения противоположной стороны. Два самоопыленных растения погибли в молодом возрасте, прежде чем были измерены, и соответствующие им перекрестноопыленные растения противоположной стороны были исключены из опыта. Остальные шесть пар росли очень неровно, причем как среди перекрестноопыленных, так и среди самоопыленных растений некоторые растения больше чем вдвое превосходили по высоте остальные. Средняя высота перекрестноопыленных растений была равна 60 дюймам, а средняя высота самоопыленных растений — 65 дюймам, что дает отношение 100 : 108. Следовательно, перекрестное опыление между различными особями в этом случае, повидимому, не оказывает благоприятного действия, но этот вывод, сделанный на основании столь небольшого числа растений, находившихся в очень стерильном состоянии и росших очень неравномерно, очевидно, не может считаться достоверным.

ГЛАВА IV

CRUCIFERAE, PAPAVERACEAE, RESEDACEAE И Т. Д.

Brassica oleracea, перекрестноопыленные и самоопыленные растения. — Сильное влияние скрещивания со свежей линией на вес потомства. — *Iberis umbellata*. — *Papaver vagum*. — *Eschscholtzia californica*: сеянцы от скрещивания со свежей линией не являются более сильными, но обладают большей плодовитостью по сравнению с сеянцами самоопыленными. — *Reseda lutea* и *odorata*: многие особи стерильны при опылении своей собственной пыльцой. — *Viola tricolor*: удивительное действие перекрестного опыления. — *Adonis aestivalis*. — *Delphinium consolida*. — *Viscaria oculata*: перекрестноопыленные растения едва превосходят по высоте самоопыленные, но являются более плодовитыми, чем самоопыленные. — *Dianthus caryophyllus*: сравнение перекрестноопыленных и самоопыленных растений на протяжении четырех поколений. — Большой эффект от скрещивания со свежей линией. — Однородная окраска цветков самоопыленных растений. — *Hibiscus africanus*.

VI. CRUCIFERAE

Brassica oleracea

Сорт Cattell's Early Barnes Cabbage

Цветки обыкновенной капусты приспособлены, как показал Г. Мюллер,* к перекрестному опылению, а на случай его неосуществления — к самоопылению. Хорошо известно, что сорта в такой широкой мере опыляются перекрестно насекомыми, что невозможно выращивать чистые сорта в одном и том же саду, если более чем один сорт цветут одновременно. Виды капусты были не совсем пригодны для моих опытов в одном отношении, именно в том, что они после образования кочанов часто представляли трудности для измерений Кроме того, цветоносы сильно отличаются по высоте, и слабо развитое растение может иногда выбросить более высокий цветонос, чем растение, хорошо развитое. В более поздних опытах вполне выросшие растения срезались и взвешивались, и тогда проявилось огромное преимущество перекрестного опыления.

Одно растение вышеупомянутого сорта было покрыто сеткой непосредственно перед цветением и было опылено пыльцой другого растения, принадлежавшего к тому же сорту и росшего совсем рядом; семь полученных таким образом коробочек содержали в среднем 16,3 семени, с максимальным числом двадцать в одной из коробочек. Несколько цветков было искусственно самоопылено, но их коробочки не содержали такого количества семян, как коробочки цветков, самоопылившихся естественным путем под сеткой, из которых образовалось значительное количество коробочек. Из последних коробочек четырнадцать содержали

* H. Müller, «Die Befruchtung», etc., стр. 139.

в среднем 4,1 семени, с максимальным числом десять в одной из них; таким образом, семена перекрестно опылившихся коробочек относились по числу к семенам самоопыленных коробочек, как 100 : 25. Самоопыленные семена, из которых пятьдесят восемь штук весили 3,88 грана, были, однако, несколько лучше, чем семена перекрестноопыленных коробочек, пятьдесят восемь штук которых весили 3,76 грана. В том случае, когда образуется малое количество семян, последние, повидимому, получают лучшее питание и оказываются более тяжелыми, чем в том случае, когда семян образуется много.

Две группы семян, находившихся в одном и том же состоянии прорастания, были посеяны — одни на противоположных сторонах одного горшка, а другие в открытый грунт. Молодые перекрестноопыленные растения в горшке вначале немного превосходили самоопыленные по высоте, затем сравнялись с ними, потом оказались превзойденными и, наконец, снова превзошли их. Растения, не будучи потревожены, были вынуты из горшка и посажены в открытый грунт; они росли там в течение некоторого времени, были измерены, и при этом оказалось, что перекрестноопыленные растения, которые все были приблизительно одинаковой высоты, превзошли самоопыленные на 2 дюйма. Когда они зацвели, то цветоносы наиболее высокого перекрестноопыленного растения превосходили цветоносы наиболее высокого самоопыленного растения на 6 дюймов. Другие сеянцы, посаженные в открытом грунту, были расположены отдельно друг от друга, вследствие чего не конкурировали друг с другом; тем не менее, перекрестноопыленные растения, несомненно, достигли большей высоты, чем самоопыленные, но измерения произведены не были. Перекрестноопыленные растения, которые выращивались в горшке, и перекрестноопыленные растения, посаженные в открытый грунт,— все зацвели несколько ранее самоопыленных растений.

Перекрестно- и самоопыленные растения второго поколения. — Несколько цветков перекрестноопыленных растений последнего поколения были снова опылены пыльцой другого перекрестноопыленного растения и образовали хорошие коробочки. Цветкам самоопыленных растений последнего поколения была предоставлена возможность самоопыления естественным путем под сеткой, и они образовали некоторое количество очень хороших коробочек. Две группы полученных таким образом семян проросли на песке, и восемь пар были посажены на противоположных сторонах четырех горшков. Эти растения были измерены до верхушек их листьев 20 октября того же года; восемь перекрестноопыленных растений имели в среднем 8,4 дюйма в высоту, тогда как самоопыленные имели в среднем 8,53 дюйма; таким образом, перекрестноопыленные растения были несколько более низкими, именно в отношении 100 : 101,5. К 5 июня следующего года эти растения стали более объемистыми и начали образовывать кочаны. Перекрестноопыленные растения приобрели по внешнему виду заметное превосходство и имели в высоту в среднем 8,02 дюйма, тогда как самоопыленные имели в среднем 7,31 дюйма, что составляет отношение 100 : 91. Эти растения были затем вынуты из горшков и посажены, не будучи потревожены, в открытый грунт. К 5 августа их кочаны были вполне сформированы, но многие выросли такими изогнутыми, что их высота почти не могла быть измерена с точностью. В общем, однако, перекрестноопыленные растения были значительно выше самоопыленных. В следующем году они зацвели, причем перекрестноопыленные растения зацвели ранее самоопыленных в трех горшках, а в горшке II одновременно с ними. Цветоносы были теперь измерены, как показано в таблице XXIX [стр. 341].

Девять цветоносов перекрестноопыленных растений имели здесь среднюю высоту 41,08 дюйма, а девять цветоносов самоопыленных растений 39 дюймов, что дает отношение 100 : 95. Но эта небольшая разница, которая, кроме того, почти всецело зависела от того, что одно из самоопыленных растений имело в высоту

всего 20 дюймов, ни в какой мере не показывает огромного превосходства перекрестноопыленных растений над самоопыленными. Обе группы, включая два растения горшка IV, которые не цвели, были теперь срезаны у самой поверхности почвы и взвешены, но растения горшка II были исключены, так как они были случайно повреждены при падении во время пересадки и одно из них почти погибло.

Таблица XXIX

Растения измерены до верхушек цветоносов; 0 обозначает, что цветоноса не образовалось

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$49^2/_8$	44
	$39^4/_8$	41
II	$37^4/_8$	38
	$33^4/_8$	$35^4/_8$
III	47	$51^1/_8$
	40	$41^2/_8$
	42	$46^4/_8$
IV	$43^6/_8$	$20^2/_8$
	$37^2/_8$	$33^3/_8$
	0	0
Сумма высот в дюймах	369,75	351,00

Восемь перекрестноопыленных растений весили 219 унций, тогда как восемь самоопыленных растений весили всего 82 унции, или отношение было 100 : 37; таким образом, превосходство по весу первых над вторыми было велико.

Действие скрещивания со свежей линией. — Несколько цветков на одном перекрестноопыленном растении последнего, т. е. второго, поколения было опылено без кастрации пыльцой растения той же разновидности, но не родственной моим растениям, и перенесенной из питомника (откуда были первоначально получены мои семена), имевшего другую почву и положение. Цветкам самоопыленных растений последнего, или второго, поколения (табл. XXIX) была дана возможность самоопыления естественным путем под сеткой, и они дали большое количество семян. Эти последние, а также и перекрестноопыленные семена, после того как они проросли на песке, были посажены попарно на противоположных сторонах шести больших горшков, которые вначале содержались в холодной оранжерее. В начале января их высоты были измерены до верхушек их листьев. Тринадцать перекрестноопыленных растений имели в высоту в среднем 13,16 дюйма, а двенадцать (так как одно погибло) самоопыленных растений имели в среднем 13,7 дюйма, что дает отношение 100 : 104; таким образом, самоопыленные растения немного превосходили перекрестноопыленные.

Ранней весной растения были постепенно закалены и, не будучи потревожены, были перенесены из горшков в открытый грунт. К концу августа большая часть растений образовала хорошие кочаны, но некоторые выросли чрезвычайно искривленными вследствие того, что тянулись к свету во время пребывания в оранжерее. Так как было почти невозможно измерять их высоту, то наилучшее растение с каждой стороны каждого горшка было срезано у самой поверхности почвы и взвешено. Результаты взвешивания мы видим в таблице XXX:

Таблица XXX

Вес растения после образования кочанов

№ горшка	Перекрестноопыленные растения, происшедшие от опыления пыльцой свежей линии	Самоопыленные растения третьего поколения
	Унции	Унции
I	130	18²/₄
II	74	34³/₄
III	121	17²/₄
IV	127²/₄	14
V	90	11²/₄
VI	106²/₄	46
Всего в унциях	649,00	142,25

Шесть наилучших перекрестноопыленных растений весили в среднем 108,16 унции, тогда как шесть наилучших самоопыленных растений весили в среднем всего 23,7 унции, что дает отношение 100 : 22. Эта разница весьма отчетливо показывает громадную пользу, которую эти растения получили от скрещивания с другим растением, принадлежащим к той же самой подразновидности, но к свежей линии, и произраставшим в течение, по меньшей мере, трех предыдущих поколений при несколько различных условиях.[24]

Потомство пестролистной бело-зеленой капусты с разрезными завивающимися листьями, опыленное пестролистной малиново-зеленой капустой с разрезными завивающимися листьями, и сравнение его с самоопыленным потомством обеих разновидностей. — Эти опыты были произведены не с целью сравнения роста перекрестноопыленных и самоопыленных сеянцев, а вследствие того, что я встречал утверждение, что эти разновидности не скрещиваются между собой естественным путем, будучи посажены вблизи друг от друга и не будучи покрытыми [сеткой]. Это утверждение оказалось совершенно ошибочным, но бело-зеленая разновидность в моем саду была до некоторой степени стерильной, образуя небольшое количество

пыльцы и мало семян. Вследствие этого неудивительно было, что сеянцы, полученные от самоопыленных цветков этой разновидности, были сильно превзойдены по высоте сеянцами, полученными от скрещивания между этой разновидностью и более мощной малиново-зеленой разновидностью. Нет надобности останавливаться далее на этом опыте.

Сеянцы от обратного скрещивания, т. е. от опыления малиново-зеленой разновидности пыльцой бело-зеленой разновидности, представляли собой несколько более любопытный случай. Немногие из этих перекрестноопыленных сеянцев показывали возвращение к чисто зеленой разновидности, имея менее разрезные и менее завитые листья, так что, в общем, они были гораздо ближе к естественному состоянию, и эти растения росли более сильно и достигали большей высоты, чем какие-либо другие растения. Удивителен далее тот факт, что подобная реверсия наблюдалась у значительно большего числа самоопыленных сеянцев малиново-зеленой разновидности, чем у сеянцев перекрестноопыленных, и, как следствие этого, самоопыленные сеянцы выросли в среднем на $2^1/_2$ дюйма выше, чем перекрестноопыленные, с которыми они были поставлены в условия конкуренции. Вначале, однако, перекрестноопыленные сеянцы превосходили самоопыленные в среднем на четверть дюйма. Таким образом, мы видим, что реверсия к этому более естественному состоянию действовала в смысле повышения окончательного роста этих растений более сильно, чем перекрестное опыление. Следует, однако, вспомнить, что перекрестное опыление производилось с полустерильной разновидностью, обладавшей слабой конституцией.

Iberis umbellata

Var. *Kermesiana*

Эта разновидность образовала большое количество семян, в результате естественного самоопыления под сеткой. Другие растения в горшках в оранжерее были оставлены непокрытыми, и так как я видел, что мелкие мухи посещали цветки, то казалось вероятным, что они могут опылиться между собой перекрестно. Вследствие этого семена растений, которые, предположительно, были этим путем опылены перекрестно, и растений, самоопыленных естественным путем, были посеяны на противоположных сторонах горшка. Самоопыленные растения росли вначале быстрее, чем предполагаемые перекрестноопыленные сеянцы, и когда обе группы были в полном цвету, первые были на 5—6 дюймов выше перекрестноопыленных. Я отметил в своих записях, что самоопыленные семена, из которых были выращены эти самоопыленные растения, не так хорошо созрели, как перекрестноопыленные, и возможно, что это, наряду с преждевременным ростом, явилось причиной большой разницы в их высоте, почти так же, как в случае, когда самоопыленные семена других растений сеялись в том же самом горшке на несколько дней раньше перекрестноопыленных. Мы видели до известной степени аналогичный случай у самоопыленных растений восьмого поколения Ipomoea, полученных от нездоровых родителей. Любопытно то обстоятельство, что две другие группы вышеупомянутых семян были посеяны в чистый песок, смешанный с прокаленной почвой и, следовательно, лишенной всякого органического вещества; и здесь предполагаемые перекрестноопыленные сеянцы выросли до высоты, вдвое большей по сравнению с самоопыленными, до момента отмирания обеих групп, что по необходимости произошло в ранний период. Впоследствии в третьем поколении Petunia мы встретимся с другим случаем, повидимому, аналогичным этому случаю с Iberis.

Вышеупомянутым самоопыленным растениям, оставленным под сеткой, снова была дана возможность самоопылиться, и они дали самоопыленные растения

второго поколения, а растения, предположительно опыленные перекрестно, были опылены пыльцой другого растения, но за недостатком времени это было сделано недостаточно тщательно, именно, путем проведения одной головкой распустившихся цветов по другой. Я мог бы считать, что это удастся, и возможно, что это так и было, но тот факт, что 108 самоопыленных семян весили 4,87 грана, тогда как равное число предположительно перекрестноопыленных семян весило всего 3,57 грана, говорит за то, что это едва ли могло иметь место. Из каждой группы семян было выращено по пяти сеянцев, и самоопыленные растения, когда они вполне выросли, по среднему весу совсем немного превышали (именно на 0,4 дюйма) пять предположительно перекрестноопыленных растений. Я считал правильным привести этот случай, равно как и последний, так как, если бы предположительно перекрестноопыленные растения обнаружили свое превосходство перед самоопыленными по высоте, то я без сомнения принял бы, что первые растения действительно были перекрестно опылены. При настоящем положении вещей я не знаю, какое можно сделать заключение.

Будучи очень удивлен результатами двух предыдущих опытов, я решил поставить другой опыт, где факт перекрестного опыления не вызывал бы сомнений. Поэтому я опылил с большой тщательностью (но, как обычно, без кастрации) двадцать четыре цветка предположительно перекрестноопыленных растений последнего поколения пыльцой других растений и получил таким образом двадцать одну коробочку. Самоопыленным растениям последнего поколения была дана возможность снова самоопылиться под сеткой, и растения, выращенные из этих семян, образовали третье самоопыленное поколение. После прорастания на голом песке обе группы семян были посажены попарно на противоположных сторонах двух горшков. Все остальные семена были густо посеяны на противоположных сторонах третьего горшка, но так как все самоопыленные сеянцы этого последнего горшка погибли прежде, чем достигли сколько-нибудь значительной высоты, то они измерены не были. Растения горшков I и II были измерены, имея в высоту 7—8 дюймов, и оказалось, что перекрестноопыленные по высоте превосходили самоопыленные в среднем на 1,57 дюйма. Когда они вполне выросли, то были снова измерены до верхушек соцветий. Результаты измерений оказались следующими:

Таблица XXXI

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения третьего поколения
	Дюймы	Дюймы
I	18	19
	21	21
	$18^2/_8$	$19^4/_8$
II	19	$16^6/_8$
	$18^4/_8$	$7^4/_8$
	$17^6/_8$	$14^4/_8$
	$21^3/_8$	$16^4/_8$
Сумма высот в дюймах	133,88	114,75

Средняя высота семи перекрестноопыленных растений равна здесь 19,12 дюйма, а средняя высота семи самоопыленных растений 16,39, что дает отношение 100 : 86. Но так как растения на самоопыленной стороне росли очень неровно, то это отношение не может считаться вполне достоверным и является, вероятно, чересчур высоким.

В обоих горшках перекрестноопыленное растение цвело ранее любого из самоопыленных. Эти растения были оставлены непокрытыми в оранжерее, но вследствие чрезмерной густоты посева они не были очень продуктивными. Семена от всех семи растений обеих групп были сосчитаны; перекрестноопыленные образовали 206 семян, а самоопыленные — 154, что дает отношение 100 : 75.

Скрещивание со свежей линией. — Вследствие того, что имелись сомнения в отношении двух первых опытов, при проведении которых с достоверностью не было известно, были ли растения опылены перекрестно, и вследствие того, что перекрестноопыленные растения в последнем опыте были помещены в условия конкуренции с растениями, самоопылявшимися в течение трех поколений, которые, сверх того, росли очень неравномерно, я решил повторить опыт в большем масштабе и поставить его несколько иначе. Я получил семена той же малиновой разновидности *I. umbellata* из другого питомника и вырастил из них растения.

Некоторым из этих растений была дана возможность самоопыления естественным путем под сеткой; другие были опылены пыльцой, взятой от растений, полученных из семян, которые прислал мне д-р Дурандо из Алжира, где их родительские формы культивировались в течение нескольких поколений. Эти последние растения отличались лишь в том отношении, что, вместо малиновых, имели бледнорозовые цветы. То, что скрещивание было эффективным (хотя цветки малинового материнского растения кастрированы не были), обнаружилось в момент цветения тридцати перекрестноопыленных сеянцев, так как двадцать четыре из них продуцировали бледнорозовые цветки, в точности сходные с цветками отцовского растения; другие шесть имели малиновые цветки, в точности сходные с цветками материнского растения и сходные с цветками всех самоопыленных сеянцев. Этот случай является хорошей иллюстрацией того результата, который нередко получается при перекрестном опылении разновидностей, имеющих различно окрашенные цветки, и заключается в том, что окраски не смешиваются, а остаются в точности сходными с окраской отцовского или материнского растения. Семена обеих групп после прорастания на песке были посажены на противоположных сторонах восьми горшков. Когда растения вполне выросли, они были измерены до верхушек своих соцветий. Результаты приведены в нижеследующей таблице [табл. XXXII, стр. 346].

Средняя высота тридцати перекрестноопыленных растений равна здесь 17,34, а средняя высота двадцати девяти самоопыленных растений (одно погибло) — 15,51, что дает отношение 100 : 89. Я удивился, что разница не оказалась несколько большей, принимая во внимание то, что в последнем опыте отношение было 100 : 86; но это последнее отношение, как было разъяснено раньше, было, вероятно, чересчур высоким. Следует, однако, заметить, что в последнем опыте (таблица XXXI) перекрестноопыленные растения конкурировали с растениями третьего самоопыленного поколения, тогда как в настоящем случае растения, происшедшие от скрещивания со свежей линией, конкурировали с самоопыленными растениями первого поколения.

Перекрестноопыленные растения в настоящем случае, как и в последнем, были более плодовиты, чем самоопыленные в том случае, когда обе группы были оставлены непокрытыми в оранжерее. Тридцать перекрестноопыленных растений

Таблица XXXII

Iberis umbellata; 0 обозначает, что растение погибло

№ горшка	Растения от скрещивания со свежей линией	Растения от семян, самоопыленных естественным путем
	Дюймы	Дюймы
I	$18^{6}/_{8}$	$17^{3}/_{8}$
	$17^{5}/_{8}$	$16^{7}/_{8}$
	$17^{6}/_{8}$	$13^{1}/_{8}$
	$20^{1}/_{8}$	$15^{3}/_{8}$
II	$20^{2}/_{8}$	0
	$15^{7}/_{8}$	$16^{6}/_{8}$
	17	$15^{2}/_{8}$
III	$19^{2}/_{8}$	$13^{6}/_{8}$
	$18^{1}/_{8}$	$14^{2}/_{8}$
	$15^{2}/_{8}$	$13^{4}/_{8}$
IV	$17^{1}/_{8}$	$16^{4}/_{8}$
	$18^{7}/_{8}$	$14^{4}/_{8}$
	$17^{5}/_{8}$	16
	$15^{6}/_{8}$	$15^{3}/_{8}$
	$14^{4}/_{8}$	$14^{7}/_{8}$
V	$18^{1}/_{8}$	$16^{4}/_{8}$
	$14^{7}/_{8}$	$16^{2}/_{8}$
	$16^{2}/_{8}$	$14^{2}/_{8}$
	$15^{5}/_{8}$	$14^{2}/_{8}$
	$12^{4}/_{8}$	$16^{1}/_{8}$
VI	$18^{3}/_{8}$	$16^{1}/_{8}$
	$18^{6}/_{8}$	15
	$17^{3}/_{8}$	$15^{2}/_{8}$
VII	18	$16^{3}/_{8}$
	$16^{4}/_{8}$	$14^{4}/_{8}$
	$18^{2}/_{8}$	$13^{5}/_{8}$
VIII	$20^{3}/_{8}$	$15^{6}/_{8}$
	$17^{7}/_{8}$	$16^{3}/_{8}$
	$13^{5}/_{8}$	$20^{2}/_{8}$
	$19^{2}/_{8}$	$15^{6}/_{8}$
Сумма высот в дюймах	520,38	449,88

образовали 103 соцветия, давших семена, и, кроме того, несколько соцветий, не давших семян, в то время как двадцать девять самоопыленных растений образовали лишь 81 давшее семена соцветие; следовательно, тридцать таких растений дали бы 83,7 соцветия. Мы получаем, таким образом, отношение 100 : 81 для числа давших семена соцветий, образованных перекрестноопыленными и самоопыленными растениями. Кроме того, некоторое число принесших семена соцветий перекрестноопыленных растений, по сравнению с таковым же самоопыленных растений, дало семена по весу в отношении 100 : 92. Если сопоставить обе эти величины, а именно число соцветий, давших семена, и вес семян в каждом соцветии, соотношение продуктивности перекрестноопыленных и самоопыленных растений будет равно 100 : 75.

Перекрестноопыленные и самоопыленные семена, которые остались после того, как были посажены упомянутые выше пары, и из которых некоторые были в проросшем состоянии, а другие в непроросшем, были рано посеяны в два ряда на открытом воздухе. Многие из самоопыленных сеянцев сильно страдали, и этих растений погибло значительно больше, чем перекрестноопыленных. Осенью выжившие самоопыленные растения были явно менее рослыми, чем перекрестноопыленные.

VIII. PAPAVERACEAE

Papaver vagum

Подвид P. dubium с юга Франции

Мак не выделяет нектара, но цветки его в высшей степени хорошо заметны и посещаются многими собирающими пыльцу пчелами, мухами и жуками. Пыльники высыпают свою пыльцу очень рано, и у *P. rhoeas* она падает в местах, окружающих радиально расходящиеся рыльца, так что этот вид часто должен подвергаться самоопылению; но у *P. dubium* этого не происходит (согласно Г. Мюллеру, «Die Befruchtung», стр. 128) вследствие короткости тычинок, если цветку не случится принять наклонное положение. Следовательно, данный вид, повидимому, не так хорошо приспособлен к самоопылению, как большинство других. Тем не менее, в моем саду *P. vagum* образовал большое количество коробочек, когда было исключено посещение насекомыми, но только поздно осенью. Я должен здесь добавить, что *P. somniferum* образует в изобилии самоопыленные естественным путем коробочки, что точно так же нашел и проф. Г. Гофман.* Некоторые виды Papaver легко скрещиваются, если растут в одном и том же саду, как я установил это у *P. bracteatum* и *orientale*.[25]

Растения *Papaver vagum* были выращены из семян, присланных мне из Антиб благодаря любезности д-ра Борнет. Через короткое время после того, как цветки распустились, многие из них были опылены своей собственной пыльцой, а другие (не кастрированные) — пыльцой другой особи; но я имею повод считать, на основании наблюдений, сделанных позже, что эти цветки были уже опылены своей собственной пыльцой, так как, повидимому, этот процесс происходит вскоре после их распускания. ** Я вырастил, однако, небольшое число сеянцев обеих групп.

* Hoffmann, «Zur Speciesfrage», 1875, стр. 53.

** М-р Скотт нашел (J. Scott, «Report on the Experimental Culture of the Opium Poppy», Calcutta, 1874, стр. 47), что если он срезал у *Papaver somniferum* поверхность рыльца до распускания цветка, то семян не образовывалось, но если это делалось «на второй день или даже в первый день через несколько часов после распускания цветка, то частичное оплодотворение уже происходило, и почти неизменно образовывалось небольшое число хороших семян». Это доказывает, в какой ранний период происходит оплодотворение.

и самоопыленные растения несколько превосходили по высоте перекрестноопыленные.

В начале следующего года я поступил иначе, опылив семь цветков очень скоро после того, как они распустились, пыльцой другого растения, и получил шесть коробочек. Из подсчета семян в одной из коробочек средней величины я вычислил, что средним числом в каждой было, по меньшей мере, 120 штук. Было найдено, что в четырех из двенадцати коробочек, одновременно опыленных естественным путем, не содержалось хороших семян, а остальные восемь содержали в среднем по 6,6 семени на коробочку. Но следует заметить, что в более позднюю часть сезона те же растения образовали под сеткой в изобилии очень хорошие самоопыленные естественным путем коробочки.[26]

Упомянутые выше две группы семян, после того как они проросли на песке, были посажены парами на противоположных сторонах пяти горшков. Обе группы сеянцев, когда они имели полдюйма в высоту, и снова, когда они имели 6 дюймов в высоту, были измерены до верхушек своих листьев, но не обнаружили разницы. Когда растения вполне выросли, были измерены цветоножки до верхушек коробочек. Результаты измерений приведены в таблице XXXIII:

Таблица XXXIII

Papaver vagum

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$24^2/_8$	21
	30	$26^5/_8$
	$18^4/_8$	16
II	$14^4/_8$	$15^3/_8$
	22	$20^1/_8$
	$19^5/_8$	$14^1/_8$
	$21^5/_8$	$16^4/_8$
III	$20^6/_8$	$19^2/_8$
	$20^2/_8$	$13^2/_8$
	$20^6/_8$	18
IV	$25^3/_8$	$23^2/_8$
	$24^2/_8$	23
V	20	$18^3/_8$
	$27^7/_8$	27
	19	$21^2/_8$
Сумма высот в дюймах	328,75	293,13

Пятнадцать перекрестноопыленных растений имели здесь в высоту в среднем 21,91 дюйма, а пятнадцать самоопыленных растений — 19,54 дюйма, что дает отношение 100 : 89. Эти растения не различались по плодовитости, насколько можно было судить по числу образованных коробочек, так как здесь имелось семьдесят пять коробочек на стороне с перекрестноопыленными растениями и семьдесят четыре коробочки на стороне с самоопыленными растениями.

Eschscholtzia californica

Это растение замечательно тем, что перекрестноопыленные сеянцы не превосходят по высоте или мощности самоопыленные сеянцы. С другой стороны, перекрестное опыление сильно увеличивает продуктивность цветков на родительских растениях, или, как было бы правильнее сказать, самоопыление понижает их продуктивность. Действительно, перекрестное опыление иногда необходимо для того, чтобы цветки образовали семена; кроме того, растения такого происхождения сами намного более плодовиты, чем растения, полученные от самоопыленных цветков; таким образом, вся выгода от перекрестного опыления ограничена репродуктивной системой. Мне необходимо будет привести этот единственный случай со значительными подробностями.

Двенадцать цветков нескольких растений в моем цветочном саду были опылены пыльцой других растений и образовали двенадцать коробочек; но одна из них не содержала хороших семян. Семена одиннадцати хороших коробочек весили 17,4 грана. Восемнадцать цветков тех же самых растений были опылены своей собственной пыльцой и образовали двенадцать хороших коробочек, которые содержали 13,61 грана семян. Следовательно, равное число перекрестноопыленных и самоопыленных коробочек дало бы по весу урожай семян в отношении 100 : 71. * Если мы примем в расчет тот факт, что гораздо большее относительное количество цветков образовало коробочки при перекрестном опылении, чем при самоопылении, то плодовитость перекрестноопыленных цветков будет относиться к плодовитости самоопыленных, как 100 : 52. Тем не менее, эти растения, будучи все еще защищены сеткой, образовали естественным путем значительное число самоопыленных коробочек.

Семена двух групп после того, как они проросли на песке, были посажены парами на противоположных сторонах четырех больших горшков. Вначале разницы в их росте не было, но в конечном счете перекрестноопыленные сеянцы значительно превзошли по высоте самоопыленные, как показано в следующей таблице [XXXIV]. Но на основании данных, которые представлены ниже, я считаю, что этот результат был случайным, вследствие того, что измерены были лишь немногие растения, а также и оттого, что одно из самоопыленных растений выросло только до высоты 15 дюймов. Растения содержались в оранжерее и, так как они вытянулись к свету, то должны были быть подвязаны к тычинам как в этом, так и в последующих опытах. Они были измерены до верхушек своих цветоносов. [См. табл. XXXIV, стр. 350].

Четыре перекрестноопыленных растения имели здесь в высоту в среднем 29,68 дюйма, а четыре самоопыленных — 25,56 дюйма, что дает отношение 100 : 86.

* Проф. Гильдебранд производил опыты над этими растениями в Германии в большем масштабе, чем я, и нашел, что они значительно более самостерильны. Восемнадцать коробочек, образованных путем перекрестного опыления, содержали в среднем восемьдесят пять семян, тогда как четырнадцать коробочек от самоопыленных цветков содержали в среднем лишь девять семян, что дает отношение 100 : 11. Hildebrand, «Jahrb. für Wissen. Botanik», т. VII, стр. 467.

Остальные семена были посеяны в большой горшок, в котором в течение продолжительного времени росла Cineraria; в этом случае опять два перекрестноопыленных растения на одной стороне значительно превзошли по высоте два самоопыленных растения на противоположной стороне. Растения в упомянутых выше

Таблица XXXIV

Eschscholtzia californica

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$33^4/_8$	25
II	$34^2/_8$	35
III	29	$27^2/_8$
IV	22	15
Сумма высот в дюймах	118,75	102,25

четырех горшках вследствие того, что их содержали в оранжерее, не дали много коробочек ни в этом, ни в каком-либо другом сходном случае; но цветки перекрестноопыленных растений, будучи снова опылены перекрестно, были значительно более продуктивны, чем цветки самоопыленных растений, которые были снова самоопылены. Эти растения, после того как они дали семена, были обрезаны и содержались в оранжерее; в следующем году, когда они снова отросли, их относительная высота была обратной, так как из четырех горшков в трех самоопыленные растения были теперь выше перекрестноопыленных растений и зацвели раньше их.

Перекрестно- и самоопыленные растения второго поколения. — Только что приведенный факт относительно роста обрезанных растений заставил меня сомневаться относительно моего первого опыта, и, таким образом, я решил поставить другой опыт в большем масштабе с перекрестноопыленными и самоопыленными сеянцами, происшедшими от перекрестноопыленных и самоопыленных растений последнего поколения. Было выведено одиннадцать пар, росших, как обычно, в условиях конкуренции; теперь результат был другой, так как обе группы были приблизительно равны в течение всего периода их роста. Было бы, следовательно, излишним приводить таблицу их высот. Когда они вполне выросли и были измерены, перекрестноопыленные имели в высоту в среднем 32,47, а самоопыленные 32,81 дюйма, что дает отношение 100 : 101. Большой разницы в числе цветков и коробочек, образованных двумя группами в том случае, когда обе они были оставлены незащищенными от посещений насекомых, не было.

Растения, выращенные из бразильских семян. — Фриц Мюллер прислал мне из Южной Бразилии семена растений, которые были там совершенно стерильны при опылении пыльцой того же самого растения, но были вполне плодовиты при опылении пыльцой какой-либо другой особи. Растения, выращенные мною в

Англии из этих семян, были исследованы профессором Аза Греем, который заявил, что они принадлежат к *E. californica*, с которой они были тождественны по общему виду. Два из этих растений были покрыты сеткой, и было найдено, что они не были в такой полной степени самостерильны, как в Бразилии. Но я вернусь к этому вопросу в другой части этого труда. Здесь достаточно упомянуть о том, что восемь цветков на этих двух растениях, будучи опылены под сеткой пыльцой другого растения, образовали восемь хороших коробочек, из которых каждая содержала в среднем около 80 семян. Восемь цветков на этих же растениях, опыленных своей собственной пыльцой, образовали семь коробочек, которые содержали в среднем лишь 12 семян, с максимальным числом 16 семян в одной из них. Следовательно, перекрестноопыленные коробочки, по сравнению с самоопыленными, дали урожай семян приблизительно в отношении 100 : 15. Эти растения бразильского происхождения отличались также заметным образом от английских растений и в том отношении, что дали под сеткой чрезвычайно много самоопыленных естественным путем коробочек.

Перекрестноопыленные и самоопыленные семена от упомянутых выше растений после того, как они проросли на голом песке, были посажены парами на противоположных сторонах пяти больших горшков. Выведенные таким путем сеянцы были внуками растений, которые росли в Бразилии; родители же их росли в Англии. Так как предыдущее поколение (grandparents) в Бразилии для того, чтобы образовать семена, безусловно нуждалось в перекрестном опылении, то я ожидал, что самоопыление окажется весьма вредным для этих сеянцев и что перекрестноопыленные растения будут значительно превосходить по высоте и мощности растения, полученные от самоопыленных цветков. Но результаты показали, что мое предположение было ошибочным, потому что как в последнем опыте с растениями английской линии, так и в настоящем опыте самоопыленные растения по высоте немного превосходили перекрестноопыленные. Достаточно указать на то, что четырнадцать перекрестноопыленных растений имели в высоту в среднем 44,64, а четырнадцать самоопыленных — 45,12 дюйма, что дает отношение 100 : 101.[27]

Действие скрещивания со свежей линией. — Затем я поставил другой опыт. Восемь цветков на самоопыленных растениях последнего опыта (т. е. внуков растений, которые росли в Бразилии) были снова опылены пыльцой того же растения и образовали пять коробочек, содержавших в среднем 27,4 семени, с максимальным числом 42 семени в одной из них. Сеянцы, полученные от этих семян, образовали второе *самоопыленное* поколение бразильской линии.

Восемь цветков одного из перекрестноопыленных растений последнего опыта были опылены пыльцой другого внука и образовали пять коробочек. Эти коробочки содержали в среднем 31,6 семени, с максимальным числом 49 семян в одной коробочке. Сеянцы, полученные от этих семян, могут быть названы *перекрестноопыленными между собой*.

Наконец, восемь других цветков на перекрестноопыленных растениях последнего опыта были опылены пыльцой растения английской линии, которая росла в моем саду и должна была подвергаться на протяжении многих предыдущих поколений действию условий, сильно отличавшихся от тех условий, действию которых подвергались бразильские прародители материнского растения. Эти восемь цветков образовали лишь четыре коробочки, содержавшие в среднем 63,2 семени, с максимальным числом 90 в одной из них. Растения, выращенные из этих семян, могут быть названы *опыленными английской линией*. Если приведенные выше средние величины при таком небольшом числе коробочек могут заслуживать доверия, то можно считать, что опыленные английской линией коробочки содержали число семян, превосходившее вдвое число семян в перекрестноопыленных

между собой коробочках и более чем вдвое число семян в самоопыленных коробочках. Растения, которые образовали эти коробочки, выращивались в горшках в оранжерее, вследствие чего их абсолютную продуктивность нельзя сравнивать с продуктивностью растений, росших на открытом воздухе.

Упомянутые выше три группы семян, т. е. самоопыленных, перекрестноопыленных между собой и опыленных английской линией, были посажены в одинаковом состоянии прорастания (будучи, как обычно, посеяны на голом песке) в девяти больших горшках, каждый из которых был разделен на три части находящимися на поверхности перегородками. Многие из самоопыленных растений проросли ранее растений двух перекрестноопыленных групп, и эти два растения были, конечно, отброшены. Полученные таким образом сеянцы являются правнуками растений, росших в Бразилии. Когда они имели в высоту от 2 до 4 дюймов, три группы были одинаковы. Они были измерены, когда выросли на четыре пятых, и снова измерены, когда выросли вполне, и так как их относительные высоты в этих двух возрастах были почти в точности одними и теми же, то я приведу лишь результаты последнего измерения. Средняя высота девятнадцати растений, опыленных английской линией, была равна 45,92 дюйма; средняя высота восемнадцати перекрестноопыленных между собой растений (так как одно погибло) — 43,38, и средняя высота девятнадцати самоопыленных растений — 50,3 дюйма. Таким образом, мы имеем следующие соотношения по высоте:

Растения, опыленные английской линией, относились к самоопыленным растениям, как	100 : 109
Растения, опыленные английской линией, относились к перекрестноопыленным между собой растениям, как	100 : 94
Перекрестноопыленные между собой растения относились к самоопыленным растениям, как	100 : 116

После того как содержащие семена коробочки были собраны, все эти растения были срезаны у самой поверхности почвы и взвешены. Девятнадцать растений, опыленных английской линией, весили 18,25 унции; перекрестноопыленные между собой растения (при пересчете их веса на девятнадцать) весили 18,2 унции, а девятнадцать самоопыленных растений — 21,5 унции. Мы имеем, следовательно, для веса трех групп растений следующие соотношения:

Растения, опыленные английской линией, относились к самоопыленным растениям, как . .	100 : 118
Растения, опыленные английской линией, относились к перекрестноопыленным растениям, как	100 : 100
Перекрестноопыленные между собой растения относились к самоопыленным растениям, как . .	100 : 118

Мы видим, таким образом, что по весу, как и по высоте, самоопыленные растения имели определенное превосходство над растениями, опыленными английской линией, и над перекрестноопыленными между собой растениями.

Остальные семена трех родов, безразлично, находились ли они в состоянии прорастания или нет, были посеяны тремя длинными параллельными рядами в открытом грунту; здесь снова самоопыленные сеянцы превосходили по высоте на 2—3 дюйма сеянцы двух других рядов, высоты которых были приблизительно одинаковы. Все три ряда были оставлены незащищенными в течение всей зимы, и все растения, за исключением двух самоопыленных, погибли; таким образом,

поскольку позволяет судить об этом небольшое количество данных, некоторые из самоопыленных растений были более устойчивы, чем какие-либо из перекрестноопыленных растений той или другой группы.

Итак, мы видим, что самоопыленные растения, которые выросли в девяти горшках, превосходили по высоте (в отношении 116 : 100) и по весу (в отношении 118 : 100) и, повидимому, по устойчивости перекрестноопыленные между собой растения, происшедшие от скрещивания между внуками бразильской линии. Здесь превосходство значительно более заметно, чем во втором опыте с растениями английской линии, у которой самоопыленные растения относились по высоте к перекрестноопыленным, как 101 : 100. Еще более замечателен тот факт, — если мы вспомним действие опыления растений пыльцой свежей линии у Ipomoea, Mimulus, Brassica и Iberis, — что самоопыленные растения превосходили по высоте (как 109 : 100) и по весу (как 118 : 100) потомство бразильской линии, опыленной английской линией, так как обе линии в течение продолжительного времени находились под влиянием совершенно различных условий.

Если мы теперь возвратимся к плодовитости трех групп растений, то найдем очень различные результаты. Я должен заранее заметить, что из девяти горшков в пяти растение, которое зацвело первым, было одним из опыленных английской линией, в четырех горшках это было самоопыленное растение; таким образом, эти последние растения были превзойдены в этом отношении, как и во многих других.

Три тесно примыкающих друг к другу ряда растений, росших в открытом грунту, обильно цвели и беспрерывно посещались пчелами и были, таким образом, несомненно, перекрестно опылены между собой. То, что многие растения в предыдущих опытах продолжали оставаться почти стерильными до тех пор, пока они оставались покрытыми сеткой, но немедленно завязывали множество коробочек в том случае, если оставались открытыми, — доказывает, насколько эффективно пчелы переносят пыльцу от растения к растению. Мой садовник собирал в три последовательных срока равное число зрелых коробочек с растений трех групп, пока не собрал сорок пять коробочек с каждой группы. По внешнему виду невозможно судить, содержат ли коробочки хорошие семена; поэтому я вскрывал все коробочки. Из сорока пяти коробочек растений, опыленных английской линией, было четыре пустых; из коробочек от перекрестноопыленных растений было пять пустых; из коробочек от самоопыленных — пустых было девять. Были сосчитаны семена в двадцати одной коробочке, взятой наудачу из каждой группы; среднее число семян в коробочках от растений, опыленных английской линией, было 67; от перекрестноопыленных растений — 56; от самоопыленных — 48,52. Отсюда следует, что:

	Семян
Сорок пять коробочек (включая сюда четыре пустых) от растений, опыленных английской линией, содержали	2 747
Сорок пять коробочек (включая сюда пять пустых) от перекрестноопыленных между собой растений содержали	2 240
Сорок пять коробочек (включая сюда девять пустых) от самоопыленных растений содержали	1 746,7

Читатель должен вспомнить, что эти коробочки являются продуктом перекрестного опыления, произведенного пчелами, и что различие в числе подсчитанных семян должно зависеть от конституции растений, т. е. от того, происходят ли они от скрещивания с другой линией, либо от скрещивания между растениями

одной и той же линии, или от самоопыления. На основании упомянутых выше фактов мы получаем следующие соотношения.

Число семян, содержавшихся в одном и том же числе естественным путем опыленных коробочек, образованных:

Растениями, опыленными английской линией, и растениями самоопыленными, дало отношение . .	100 : 63
Растениями, опыленными английской линией, и растениями, перекрестно опыленными между собой, дало отношение	100 : 81
Растениями, перекрестноопыленными между собой, и растениями самоопыленными, дало отношение	100 : 78

Но для того, чтобы установить, какова продуктивность трех групп растений, необходимо было знать, сколько коробочек было образовано одним и тем же числом растений.

Три длинных ряда были, однако, не совсем одинаковы по длине, и растения были посеяны очень густо, так что было бы чрезвычайно трудно убедиться в том, сколько было ими образовано коробочек, даже если бы я захотел взяться за такое трудное дело, как сбор и подсчет всех коробочек. Но это было возможно сделать у растений, росших в горшках в оранжерее, и хотя эти растения были значительно менее плодовиты, чем растения, произраставшие на открытом воздухе, их относительная плодовитость после тщательно произведенных наблюдений оказалась одинаковой.

Девятнадцать растений, опыленных английской линией, образовали в горшках всего 240 коробочек; перекрестноопыленные растения (при пересчете на девятнадцать) образовали 137,22 коробочки, а девятнадцать самоопыленных растений — 152 коробочки. Теперь, зная число семян, содержавшихся в сорока пяти коробочках каждой группы, легко вычислить относительные числа семян, образованных равным числом растений трех групп.

Число семян, образованных равным числом растений, опыленных естественным путем:

	[Отношения между числами] семян
Растения, происшедшие от опыления английской линией, и растения, происшедшие от самоопыления	100 : 40
Растения, происшедшие от опыления английской линией, и растения, происшедшие от перекрестного опыления	100 : 45
Растения, происшедшие от перекрестного опыления между собой, и растения, происшедшие от самоопыления	100 : 89

Превосходство по продуктивности перекрестноопыленных растений (т. е. продукта скрещивания между внуками растений, которые росли в Бразилии) над самоопыленными растениями, как бы оно ни было мало, вполне зависит от большего среднего числа семян, содержавшихся в коробочках, так как перекрестноопыленные растения образовали в оранжерее меньше коробочек, чем самоопыленные растения.

Значительное превосходство по продуктивности растений, опыленных английской линией, над самоопыленными растениями проявилось в большем числе образовавшихся коробочек, в большем среднем числе содержавшихся семян и в меньшем числе пустых коробочек. Так как растения, опыленные английской линией и перекрестноопыленные между собой, являлись потомством, происходившим от перекрестных опылений во всех без исключения предыдущих поколениях (как это должно было иметь место вследствие того, что цветки были стерильными при опылении своей собственной пыльцой), то мы можем сделать заключение, что большое превосходство по продуктивности растений, опыленных английской линией, над растениями, перекрестноопыленными между собой, зависит от того, что оба родителя растений, опыленных английской линией, в течение продолжительного времени подвергались воздействию различных условий.

Растения, опыленные английской линией, несмотря на то, что они столь сильно превосходили самоопыленные по продуктивности, определенно уступали последним, как мы видели, по высоте и по весу и были только равны перекрестноопыленным между собой растениям либо едва превышали их. Следовательно, все преимущество скрещивания с другой линией ограничивается здесь продуктивностью, и сходного случая я больше не встречал.

VIII. RESEDACEAE

Reseda lutea

Семена дикорастущих растений, собранные в ближайших окрестностях, были посеяны в огороде; многие из полученных таким образом сеянцев были покрыты сеткой. Было найдено, что некоторые из них (как позже будет описано более подробно) были совершенно стерильны в том случае, когда они были поставлены в условия самоопыления естественным путем, хотя пыльца в изобилии падала на их рыльца; они были в равной мере стерильны и тогда, когда были искусственно и повторно опылены своей собственной пыльцой, в то время как другие растения образовали немного самоопыленных естественным путем коробочек. Остальные растения были оставлены незащищенными, и так как пыльца переносилась от растения к растению пчелами и шмелями, которые постоянно посещали цветки, то последние образовали большое количество коробочек. В случае с этим видом и в случае с *R. odorata* я имел обширные доказательства необходимости переноса пыльцы от одного растения к другому, так как те растения, которые не образуют семян или образуют их очень мало, если они защищены от насекомых, в изобилии покрываются коробочками непосредственно после того, как остаются открытыми.[28]

Семена от цветков, самоопыленных естественным путем под сеткой, и от цветков, опыленных естественным путем пчелами, были посеяны на противоположных сторонах пяти больших горшков. Сеянцы были прорежены, как только они появились над поверхностью почвы, так что на обеих сторонах было оставлено равное число их.

Через некоторое время горшки были вкопаны в открытый грунт. Одинаковое число растений, происшедших от перекрестного опыления и от самоопыления, было измерено до верхушек их цветоносов. Результаты измерений приведены в помещенной здесь таблице XXXV [стр. 356]. Те растения, которые не образовали цветоносов, измерены не были.

Средняя высота двадцати четырех перекрестноопыленных растений равна здесь 17,17 дюйма, а средняя высота того же числа самоопыленных растений 14,61,

что дает отношение 100 : 85. Из перекрестноопыленных цвели все растения, за исключением пяти, тогда как из самоопыленных растений не цвели многие. Упомянутые выше пары растений, находившиеся еще в цвету, но уже образовавшие некоторое число коробочек, были потом срезаны и взвешены. Перекрестноопыленные

ТАБЛИЦА XXXV

Reseda lutea, в горшках

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	21	$12^7/_8$
	$14^2/_8$	16
	$19^1/_8$	$11^7/_8$
	7	$15^2/_8$
	$15^1/_8$	$19^1/_8$
II	$20^4/_8$	$12^4/_8$
	$17^3/_8$	$16^2/_8$
	$23^7/_8$	$16^2/_8$
	$17^1/_8$	$13^3/_8$
	$20^6/_8$	$13^5/_8$
III	$16^1/_8$	$14^4/_8$
	$17^6/_8$	$19^4/_8$
	$16^2/_8$	$20^7/_8$
	10	$7^7/_8$
	10	$17^6/_8$
IV	$22^1/_8$	9
	19	$11^4/_8$
	$18^7/_8$	11
	$16^4/_8$	16
	$19^2/_8$	$16^3/_8$
V	$25^2/_8$	$14^6/_8$
	22	16
	$8^6/_8$	$14^3/_8$
	$14^2/_8$	$14^2/_8$
Сумма высот в дюймах	412,25	350,88

растения весили 90,5 унции, а равное число самоопыленных — всего 19 унций, что дает отношение 100 : 21, и эта разница является изумительной.

Семена этих же двух групп были высеяны также двумя смежными рядами в открытом грунту. Было двадцать перекрестноопыленных растений в одном ряду и тридцать два самоопыленных растения в другом, так что опыт был не вполне надежный, но не в такой степени ненадежный, как кажется с первого взгляда,

так как растения в одном и том же ряду не были настолько скучены, чтобы серьезно мешать росту друг друга, и по обеим сторонам рядов почва оставалась свободной от растений. Эти растения питались лучше, чем растения в горшках, и выросли до большей высоты. Восемь наиболее высоких растений в каждом ряду были измерены таким же образом, как и раньше, со следующим результатом [табл. **XXXVI**]:

Таблица XXXVI

Reseda lutea, росшая в открытом грунту

Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
Дюймы	Дюймы
28	33 2/8
27 3/8	23
27 5/8	21 5/8
28 6/8	20 4/8
29 7/8	21 5/8
26 6/8	22
26 2/8	21 2/8
30 1/8	21 7/8
224,75	185,13

Средняя высота перекрестноопыленных растений в момент полного цветения была равна здесь 28,09 дюйма, а средняя высота самоопыленных — 23,14 дюйма, что дает отношение 100 : 82. Замечателен тот факт, что наиболее высоким растением в обоих рядах было одно из самоопыленных растений. Самоопыленные растения имели более мелкие листья и более светлозеленые, чем перекрестноопыленные. Все растения в двух рядах были потом срезаны и взвешены. Двадцать перекрестноопыленных растений весили 65 унций, а двадцать самоопыленных (при пересчете от действительного веса тридцати двух самоопыленных растений) весили 26,25 унции, что дает отношение 100 : 40. Следовательно, перекрестноопыленные растения не превосходили по весу самоопыленные растения даже приблизительно в такой большой степени, как растения, росшие в горшках, вероятно, вследствие того, что последние были поставлены в условия более суровой взаимной конкуренции. С другой стороны, по высоте они превосходили самоопыленные в несколько большей степени.

Reseda odorata

Растения обыкновенной резеды были выращены из покупных семян, и многие из них были помещены под отдельные сетки. Некоторые из этих растений покрылись большим числом самоопыленных естественным путем коробочек; другие образовали мало, а третьи не образовали ни одной коробочки. Не следует предполагать, что эти последние растения не образовали семян потому, что их рыльца не получили пыльцы, так как они были повторно опылены пыльцой того же растения без всякого результата, но они были совершенно плодовиты при опылении пыльцой другого растения. Самоопыленные естественным путем семена были

собраны с одного из очень самофертильных растений, а другие семена были собраны с растений, росших вне сеток и опыленных пчелами. Эти растения после того, как они проросли на песке, были посажены парами на противоположных сторонах пяти горшков. Растения были выращены на тычинах и измерены до верхушек своих облиственных стеблей, причем цветоносы не вошли в измерения. Мы имеем здесь такие результаты [табл. XXXVII]:

Таблица XXXVII

Reseda odorata (сеянцы очень самофертильного растения)

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$20^7/_8$	$22^4/_8$
	$34^7/_8$	$28^5/_8$
	$26^6/_8$	$23^2/_8$
	$32^6/_8$	$30^4/_8$
II	$34^3/_8$	$28^5/_8$
	$34^5/_8$	$30^5/_8$
	$11^6/_8$	23
	$33^3/_8$	$30^1/_8$
III	$17^7/_8$	$4^4/_8$
	27	25
	$30^1/_8$	$26^3/_8$
	$30^2/_8$	$25^1/_8$
IV	$21^5/_8$	$22^6/_8$
	28	$25^4/_8$
	$32^5/_8$	$15^1/_8$
	$32^3/_8$	$24^6/_8$
V	21	$11^6/_8$
	$25^2/_8$	$19^7/_8$
	$26^6/_8$	$10^4/_8$
Сумма высот в дюймах	522,25	428,50

Средняя высота девятнадцати перекрестноопыленных растений равна здесь 27,48, а средняя высота девятнадцати самоопыленных — 22,55 дюйма, что дает отношение 100 : 82. Все эти растения были срезаны ранней осенью и взвешены; перекрестноопыленные весили 11,5 унции, а самоопыленные 7,75 унции, что дает отношение 100 : 67. Эти две группы, будучи оставлены доступными для свободного посещения насекомыми, на-глаз не представляли какой-либо разницы по числу образованных ими семенных коробочек.

Оставшиеся от этих двух групп семена были посеяны двумя смежными рядами в открытом грунту; таким образом, растения были поставлены в условия лишь умеренной конкуренции. Восемь наиболее высоких растений каждой стороны были измерены, как показано в таблице XXXVIII:

Таблица XXXVIII

Reseda odorata, росшая в открытом грунту

Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
Дюймы	Дюймы
$24^4/_8$	$26^5/_8$
$27^2/_8$	$25^7/_8$
24	25
$26^6/_8$	$28^3/_8$
25	$29^7/_8$
$26^2/_8$	$25^7/_8$
$27^2/_8$	$26^7/_8$
$25^1/_8$	$28^2/_8$
Сумма высот в дюймах 206,13	216,75

Средняя высота восьми перекрестноопыленных растений равна 25,76, а средняя высота восьми самоопыленных — 27,09 дюйма, что дает отношение 100 : 105.

Здесь мы имеем ненормальный результат в том отношении, что самоопыленные растения были немного выше перекрестноопыленных. Этому факту я не могу дать объяснения. Конечно, возможно, хотя это мало вероятно, что случайно были перепутаны этикетки.

Далее был поставлен другой опыт: все самоопыленные коробочки, несмотря на их очень малое число, были собраны с одного из полусамостерильных растений под сеткой, и так как многие цветки на этом же растении были опылены пыльцой другой особи, то этим путем были получены перекрестноопыленные семена. Я ожидал, что сеянцы от этого полусамостерильного растения получат пользу от перекрестного опыления в большей степени, чем получили ее сеянцы вполне самофертильных растений. Но мое предположение было совершенно ошибочным, потому что они получили от этого пользу в меньшей степени. Аналогичный результат имел место в случае с Eschscholtzia, у которой потомство растений бразильского происхождения (которые были частично самостерильны) не получило от перекрестного опыления большей пользы, чем ее получили растения значительно более самофертильной английской линии. Упомянутые выше две группы перекрестноопыленных и самоопыленных семян от того же растения *Reseda odorata* после прорастания на песке были посажены на противоположных сторонах пяти горшков и измерены так же, как и в предшествующем случае. Результат был такой [таблица XXXIX, стр. 360].

Средняя высота двадцати перекрестноопыленных растений равна здесь 29,98, а средняя высота двадцати самоопыленных — 27,71 дюйма, что дает отношение 100 : 92. Эти растения были затем срезаны и взвешены; в этом случае перекрестноопыленные превзошли самоопыленные по весу лишь совсем немного, именно в

отношении 100 : 99. Две группы, оставленные незащищенными от насекомых, казалось, были одинаково плодовиты.

Таблица XXXIX

Reseda odorata (сеянцы полусамостерильного растения)

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	33 4/8	31
	30 6/8	28
	29 6/8	13 2/8
	20	32
II	22	21 6/8
	33 4/8	26 6/8
	31 2/8	25 2/8
	32 4/8	30 4/8
III	30 1/8	17 2/8
	32 1/8	29 6/8
	31 4/8	24 6/8
	32 2/8	34 2/8
IV	19 1/8	20 6/8
	30 1/8	32 6/8
	24 3/8	31 4/8
	30 6/8	36 6/8
V	34 6/8	24 5/8
	37 1/8	34
	31 2/8	22 2/8
	33	37 1/8
Сумма высот в дюймах	599,75	554,25

Оставшиеся семена были посеяны двумя смежными рядами в открытом грунту, и восемь наиболее высоких растений в каждом ряду были измерены со следующим результатом [табл. XL, стр. 361].

Средняя высота восьми перекрестноопыленных растений равна здесь 25,92, а средняя высота восьми самоопыленных растений — 23,54 дюйма, что дает отношение 100 : 90.

IX. VIOLACEAE

Viola tricolor

В то время, когда цветки обыкновенных культурных анютиных глазок находятся в молодом возрасте, пыльники высыпают свою пыльцу в небольшой полуцилиндрический проход, образованный базальной частью нижнего лепестка и окруженный сосочками. Собранная таким образом пыльца лежит непосредственно

под рыльцем, по редко может попадать в его углубление без помощи насекомых, которые запускают свои хоботки в нектарник через этот проход. * Поэтому, когда я покрыл [сеткой] большое растение одной культурной разновидности, оно образовало лишь восемнадцать коробочек, и бóльшая часть последних содержала очень мало хороших семян — многие лишь от одного до трех; между тем столь же

Таблица XL

Reseda odorata (сеянцы полусамостерильного растения, посаженные в открытом грунту)

Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
Дюймы	Дюймы
$28\frac{2}{8}$	$22\frac{3}{8}$
$22\frac{4}{8}$	$24\frac{3}{8}$
$25\frac{7}{8}$	$23\frac{4}{8}$
$25\frac{3}{8}$	$21\frac{4}{8}$
$29\frac{4}{8}$	$22\ /_{8}$
$27\frac{1}{8}$	$27\frac{3}{8}$
$22\frac{4}{8}$	$27\frac{3}{8}$
$26\frac{2}{8}$	$19\frac{2}{8}$
Сумма высот в дюймах 207,38	188,38

хорошее непокрытое растение той же разновидности, росшее в непосредственной близости, образовало 105 хороших коробочек. Те немногие цветки, которые образуют коробочки в том случае, когда устранены насекомые, быть может, опыляются при помощи закручивания внутрь лепестков, когда они увядают, потому что этим путем пыльцевые зерна, прилипшие к сосочкам, могут быть перенесены в углубление рыльца. Но более вероятно, что их опыление осуществляется, как предполагает м-р Беннет, с помощью трипсов и некоторых мелких жуков, которые часто посещают цветки и присутствие которых не может быть устранено никакой сеткой. Шмели являются здесь обычными опылителями, но я не раз видел работавших на них мух *(Rhingia rostrata)*, нижняя поверхность тела, голова и лапки которых были осыпаны пыльцой, и, отметив цветки, которые они посещали, я нашел их через несколько дней оплодотворенными. ** Любопытно, в продолжение какого времени можно наблюдать за цветками анютиных глазок и некоторых других

* Цветки этого растения были подробно описаны Шпренгелем, Гильдебрандом, Дельпино и Г. Мюллером. Последний автор подытоживает все предыдущие наблюдения (H. Müller, «Befruchtung der Blumen» и в «Nature», нояб. 20, 1873, стр. 44). См. также м-р A. W. Bennett в «Nature», май 15, 1873, стр.50, и некоторые замечания м-ра Kitchener, ibid., стр. 143. Приводимые ниже факты касательно действия, производимого покрыванием растения *V. tricolor*, были цитированы сэром Дж. Леббоком (Lubbock, «British Wild Flowers», etc., стр. 62).

** Я должен добавить, что эта муха, повидимому, не высасывала нектара, но была привлечена сосочками, которые окружают рыльце. Г. Мюллер также видел небольшую пчелу из Andrena, которая не могла достигнуть нектара и повторно вводила свой хоботок под рыльце, где расположены сосочки; таким образом, эти сосочки должны в каком-то отношении быть привлекательными для на-

растений без того, чтобы не заметить посещения их каким-либо насекомым. Летом 1841 г. в продолжение более двух недель я наблюдал по нескольку раз в день ежедневно за несколькими большими группами анютиных глазок, росшими в моем саду, прежде чем увидел единственного шмеля за работой. В течение другого лета я проделал то же самое и, наконец, увидел нескольких темноокрашенных шмелей, которые посетили в три последовательных дня почти каждый цветок нескольких групп, и почти все эти цветки быстро завяли и образовали хорошие коробочки. Я предполагаю, что для выделения нектара необходимо определенное состояние атмосферы и что, как только это произойдет, насекомые обнаруживают выделение нектара по издаваемому запаху и немедленно посещают цветки.

Так как цветки анютиных глазок для своего полного опыления нуждаются в помощи насекомых и так как они посещаются насекомыми далеко не столь часто, как большинство других, выделяющих нектар цветков, то мы можем понять замечательный факт, открытый Г. Мюллером и описанный им в «Nature», именно, что этот вид существует в виде двух форм. Одна из них образует заметные цветки, которые, как мы видели, нуждаются в помощи насекомых и приспособлены к перекрестному опылению ими, тогда как другая форма имеет гораздо более мелкие и менее заметно окрашенные цветки, которые построены по несколько иному плану, способствующему самоопылению, и приспособлены, таким образом, к тому, чтобы обеспечить размножение вида. Самофертильная форма, однако, иногда посещается и может опыляться насекомыми, хотя последнее довольно сомнительно.[29]

В моих первых опытах с *Viola tricolor* мне не удалось вырастить сеянцы, и я получил всего одно вполне выросшее перекрестноопыленное и одно самоопыленное растение. Первое имело в высоту $12^1/_2$ дюйма, а последнее — 8 дюймов. На следующий год многие цветки на новом растении были перекрестно опылены пыльцой другого растения, о котором я знал, что оно является отличным сеянцем, и на этот пункт необходимо обратить внимание. Многие другие цветки того же самого растения были опылены своей собственной пыльцой. Среднее число семян в десяти перекрестноопыленных коробочках было 18,7, а в двенадцати самоопыленных коробочках — 12,83, что дает отношение 100 : 69. Эти семена после прорастания на голом песке были посажены парами на противоположных сторонах пяти горшков. В первый раз они были измерены тогда, когда достигли трети своей полной величины, и перекрестноопыленные растения имели тогда в среднем 3,87 дюйма, а самоопыленные всего 2,00 дюйма в высоту, что дает отношение 100 : 52. Они содержались в оранжерее и росли не сильно. В момент цветения они были снова измерены до верхушек своих стеблей со следующим результатом [табл. XLI, стр. 363].

Средняя высота четырнадцати перекрестноопыленных растений равна здесь 5,58 дюйма, а средняя высота четырнадцати самоопыленных — 2,37, что дает отношение 100 : 42. В четырех из пяти горшков перекрестноопыленное растение цвело раньше какого-либо из самоопыленных, подобно тому, как это имело место у пары, выращенной в предыдущем году. Эти растения, не будучи потревожены,

секомых. Один автор утверждает («Zoologist», т. III—IV, стр. 1225), что одна из ночных бабочек (Plusia) часто посещает цветы анютиных глазок. Медоносные пчелы обыкновенно не посещают их, но был описан случай, когда эти пчелы посещали их («Gardeners' Chronicle», 1844, стр. 374). Г. Мюллер точно так же видел работающих медоносных пчел, но лишь на дикой мелкоцветковой форме. Он дает перечень (H. Müller, «Nature», 1873, стр. 45) всех насекомых, которые, как он видел, посещали как крупно-, так и мелкоцветковые формы. На основании его сообщения я предполагаю, что цветки растений, находящихся в природных условиях, посещаются насекомыми чаще, чем цветки культивируемых разновидностей. Он видел, что многие дневные бабочки высасывают цветки диких растений, а я никогда не наблюдал этого в садах, хотя следил за цветками в течение многих лет.

были теперь вынуты из своих горшков и посажены в открытый грунт таким образом, что они образовали пять отдельных групп. Ранним летом следующего (1869) года они обильно цвели и, будучи посещаемы шмелями, завязали много коробочек, которые были тщательно собраны со всех растений обеих сторон. Перекрестноопыленные растения образовали 167 коробочек, а самоопыленные — всего 17,

Таблица XLI

Viola tricolor

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$8^2/_8$	$0^2/_8$
	$7^4/_8$	$2^4/_8$
	5	$1^2/_8$
II	5	6
	4	4
	$4^4/_8$	$3^1/_8$
III	$9^4/_8$	$3^1/_8$
	$3^3/_8$	$1^7/_8$
	$8^4/_8$	$0^5/_8$
IV	$4^7/_8$	$2^1/_8$
	$4^2/_8$	$1^6/_8$
	4	$2^1/_8$
V	6	3
	$3^3/_8$	$1^4/_8$
Сумма высот в дюймах	78,13	33,25

что дает отношение 100 : 10. Таким образом, перекрестноопыленные растения больше чем в два раза превосходили по высоте самоопыленные, цвели обычно первыми и образовали в десять раз больше опыленных естественным путем коробочек.

В начале первой половины лета 1870 года перекрестноопыленные растения всех пяти групп выросли и разрослись настолько больше самоопыленных, что всякое сравнение их было излишним. Перекрестноопыленные растения оделись покровом цветков, тогда как из самоопыленных зацвело всего одно единственное растение, которое было гораздо лучше, чем какое-либо из его собратьев. Перекрестноопыленные и самоопыленные растения росли теперь, перепутавшись между собой, по соответствующим сторонам поверхностных перегородок, которые все еще их разделяли, и я вычислил, что в группе, включавшей наилучшее самоопыленное растение, поверхность, покрытая перекрестноопыленными растениями, была приблизительно в девять раз больше поверхности, покрытой самоопыленными

растениями. Необыкновенное превосходство перекрестноопыленных растений над самоопыленными во всех пяти группах, без сомнения, зависело от того, что перекрестноопыленные растения с самого начала имели определенное превосходство над самоопыленными, а в дальнейшем они все более и более отнимали у них их питание в течение последующих сезонов. Но мы должны вспомнить, что тот же результат должен проявляться в еще большей степени в природных условиях, так как мои растения росли в почве, свободной от сорняков, так что самоопыленные растения должны были конкурировать лишь с перекрестноопыленными растениями, тогда как вся поверхность почвы в естественных условиях покрыта различными видами растений, которые все должны бороться друг с другом за существование.

Последующая зима была очень суровой, а следующей весной (1871 г.) растения были снова исследованы. Все самоопыленные растения теперь отмерли, за исключением одной единственной ветви на одном растении, которая несла на своей верхушке маленькую розетку листьев, величиной приблизительно с горошину. С другой стороны, все без исключения перекрестноопыленные растения росли сильно. Таким образом, самоопыленные растения помимо того, что уступали в других отношениях, были и более нежными.

Затем был проведен другой опыт, чтобы убедиться в том, как будет передаваться потомству превосходство перекрестноопыленных растений, или, правильнее говоря, сравнительная слабость самоопыленных растений. Одно перекрестноопыленное и одно самоопыленное растение, которые были выращены первыми, были вынуты из горшков и посажены в открытом грунту. Оба образовали в изобилии очень хорошие коробочки — факт, на основании которого мы можем с уверенностью заключить, что они были перекрестно опылены насекомыми. Семена обоих после прорастания на песке были посажены парами на противоположных

Таблица XLII

Viola tricolor; сеянцы от перекрестноопыленных и самоопыленных растений, причем родители обеих групп были оставлены для опыления естественным путем

№ горшка	Растения, перекрестноопыленные естественным путем и происшедшие от растений, перекрестноопыленных искусственно	Растения, перекрестноопыленные естественным путем и происшедшие от самоопыленных растений
	Дюймы	Дюймы
I	$12^{1}/_{8}$ $11^{6}/_{8}$	$9^{6}/_{8}$ $8^{3}/_{8}$
II	$13^{2}/_{8}$ 10	$9^{6}/_{8}$ $11^{4}/_{8}$
III	$14^{4}/_{8}$ $13^{6}/_{8}$	$11^{1}/_{8}$ $11^{3}/_{8}$
Сумма высот в дюймах	75,38	61,88

сторонах трех горшков. Перекрестноопыленные естественным путем сеянцы, происшедшие от перекрестноопыленных растений, зацвели во всех трех горшках ранее, чем перекрестноопыленные естественным путем сеянцы, происшедшие от самоопыленных растений. Когда обе группы были в полном цвету, два наиболее высоких растения на каждой стороне каждого горшка были измерены. Результат приведен в таблице XLII [стр. 364].

Средняя высота шести наиболее высоких растений, происшедших от перекрестноопыленных растений, равна 12,56 дюйма, а средняя высота шести наиболее высоких растений, происшедших от самоопыленных растений, равна 10,31 дюйма, что дает отношение 100 : 82. Здесь мы видим значительную разницу по высоте между двумя группами, хотя далеко не достигающую той, какая наблюдалась в предыдущих опытах между потомством перекрестноопыленных и самоопыленных цветков. Эту разницу следует приписать тому, что последняя группа растений унаследовала слабую конституцию от своих родителей, потомков самоопыленных цветков, несмотря на то, что сами родители в широкой мере перекрестно опылялись с другими растениями при помощи насекомых.

X. RANUNCULACEAE

Adonis aestivalis

Результаты моих опытов над этим растением почти не заслуживают того, чтобы их приводить, так как я отметил в своих записях, сделанных в то время: «сеянцы по какой-то неизвестной причине все очень больны». Они и после не оправились. Однако я считаю себя обязанным привести этот случай, так как он противоположен общим результатам, к которым я пришел. Пятнадцать цветков были опылены перекрестно, и все дали плоды, содержавшие в среднем по 32,5 семени; девятнадцать цветков были опылены своей собственной пыльцой, и все они, равным образом, дали плоды, содержавшие несколько большее среднее количество, а именно 34,5 семени, что дает отношение 100 : 106. Из этих семян были выращены сеянцы. В одном из горшков все самоопыленные растения отмерли в совсем молодом возрасте; в двух других результаты измерений были следующими [табл. XLIII]:

Таблица XLIII

Adonis aestivalis

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	14 13 4/8	13 4/8 13 4/8
II	16 2/8 13 2/8	15 2/8 15
Сумма высот в дюймах	57,00	57,25

Средняя высота четырех перекрестноопыленных растений равна 14,25, а средняя высота четырех самоопыленных растений 14,31 дюйма, что дает отношение 100 : 100,4. Таким образом, они были фактически одинаковой высоты. Согласно профессору Г. Гофману, * рассматриваемое растение протерандрично; тем не менее, будучи защищено от насекомых, оно дает обильное количество семян.[30]

Delphinium consolida

В отношении этого растения, как и в отношении многих других, утверждалось, что цветки опыляются в бутоне и что разные растения или разновидности никогда не могут перекрестно опыляться естественным путем. ** Но это является ошибкой, как мы можем заключить, во-первых, на основании того, что цветки протерандричны, — зрелые тычинки одна за другой изгибаются кверху внутрь прохода, ведущего к нектарнику, а затем зрелые столбики изгибаются в том же самом направлении; во-вторых, на том основании, что цветки посещает большое количество шмелей,*** и, в-третьих, на основании большей плодовитости цветков при опылении пыльцой от другого растения, чем при самоопылении естественным путем.[31] В 1863 году я заключил большую ветвь под сетку и перекрестно опылил пять цветков пыльцой от другого растения; эти последние цветки образовали коробочки, содержавшие в среднем 35,2 очень хороших семян, с максимальным числом 42 в одной коробочке. Тридцать два других цветка, находившихся на той же самой ветви, образовали двадцать восемь самоопыленных естественным путем коробочек, содержавших в среднем 17,2 семени, с максимумом в одной 36 семян. Но шесть из этих коробочек были очень плохо развиты, образовав лишь от одного до пяти семян; если их исключить, то остальные двадцать две коробочки дают в среднем 20,9 семени, хотя многие из этих семян были мелкими. Следовательно, наиболее правильным отношением для числа семян, образованных путем перекрестного опыления и путем естественного самоопыления, является отношение 100 : 59. Эти семена не были высеяны, так как у меня велось слишком много других опытов.

Летом 1867 года, которое было очень неблагоприятным, я снова перекрестно опылил много цветков под сеткой пыльцой другого растения и опылил другие цветки на том же самом растении их собственной пыльцой. Первые образовали значительно большее относительное число коробочек, чем последние; и многие из семян самоопыленных коробочек, несмотря на свою многочисленность, были так плохо развиты, что равное число семян перекрестноопыленных и самоопыленных коробочек относилось друг к другу по весу, как 100 : 45. Обеим группам семян была дана возможность прорастать на песке, и пары были посажены на противоположных сторонах четырех горшков. Когда они достигли около двух третей своей высоты, они были измерены, как показано в таблице XLIV [стр. 367].

Шесть перекрестноопыленных растений имеют здесь в среднем в высоту 14,95, а шесть самоопыленных — 12,50 дюйма, что дает отношение 100 : 84. Когда эти растения вполне выросли, они были снова измерены, но за недостатком времени было измерено лишь по одному растению с каждой стороны. Вследствие этого я счел за лучшее привести результаты более ранних измерений. В более поздний период три наиболее высоких перекрестноопыленных растения все еще значительно превосходили по высоте три наиболее высоких самоопыленных растения,

* Hoffmann, «Zur Speciesfrage», 1875, стр. 11.
** Decaisne, «Comptes-Rendus», июль 1863, стр. 5.
*** Их строение описано Г. Мюллером (H. Müller, «Befruchtung» etc., стр. 122).

но не вполне в такой же большой степени, как прежде. Горшки были оставлены непокрытыми в оранжерее, но были ли цветки перекрестно опылены между собой

Таблица XLIV

Delphinium consolida

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	11	11
II	19 $16^{2}/_{8}$	$16^{2}/_{8}$ $11^{4}/_{8}$
III	26	22
IV	$9^{4}/_{8}$ 8	$8^{2}/_{8}$ $6^{4}/_{8}$
Сумма высот в дюймах	89,75	75,50

пчелами или же самоопылены, — я не знаю. Шесть перекрестноопыленных растений образовали 282 зрелые и недозрелые коробочки, тогда как шесть самоопыленных растений образовали только 159 коробочек, что дает отношение 100 : 56. Таким образом, перекрестноопыленные растения были гораздо продуктивнее самоопыленных.

XI. CARYOPHYLLACEAE

Viscaria oculata[32]

Двенадцать цветков были перекрестно опылены пыльцой другого растения и дали десять коробочек, содержавших по весу 5,77 грана семян. Восемнадцать цветков были опылены своей собственной пыльцой и дали 12 коробочек, содержавших по весу 2,63 грана. Следовательно, семена от равного числа перекрестноопыленных и самоопыленных цветков относились бы друг к другу по весу, как 100 : 38. Предварительно я выбрал из каждой группы коробочки средних размеров и сосчитал семена в обеих; перекрестноопыленная коробочка содержала 284, а самоопыленная 126 семян, что дает отношение 100 : 44. Эти семена были посеяны на противоположных сторонах трех горшков, и было выращено несколько сеянцев, но измерен был лишь наиболее высокий цветонос у одного растения с каждой стороны. Три растения на стороне с перекрестноопыленными растениями имели в среднем в высоту 32,5 дюйма, а три растения на стороне с самоопыленными растениями — 34 дюйма, что дает отношение 100 : 104. Но этот опыт был поставлен в слишком малом масштабе для того, чтобы ему можно было доверять; растения росли также столь неравномерно, что один из трех цветоносов перекрестноопы-

ленных растений был почти вдвое выше, чем цветонос на одном из [двух] других [перекрестноопыленных] растений, и один из трех цветоносов самоопыленных растений превосходил в равной степени один из цветоносов [двух] других [самоопыленных] растений.

В следующем году опыт был повторен в большем масштабе: десять цветков были опылены перекрестно на новой группе растений и дали урожай в десять коробочек, содержавших по весу 6,54 грана семян. Было собрано восемнадцать самоопыленных естественным путем коробочек, из которых две не содержали семян; другие шестнадцать содержали по весу 6,07 грана семян. Следовательно, вес семян от равного числа перекрестноопыленных и самоопыленных естественным путем цветков (вместо искусственно опыленных, как в предыдущем случае) находился в отношении 100 : 58.

Семена после прорастания на песке были посажены парами на противоположных сторонах четырех горшков, а все остальные семена были густо посеяны на противоположных сторонах пятого горшка; в этом последнем горшке было измерено лишь наиболее высокое растение на каждой стороне. Пока растения не достигли в высоту около 5 дюймов, между двумя группами разницы нельзя было заметить. Обе группы цвели приблизительно в одно и то же время. Когда они почти отцвели, на каждом растении был измерен наиболее высокий цветонос, как показано в таблице XLV:

Таблица XLV

Viscaria oculata

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	19	32 3/8
	33	38
	41	38
	41	28 7/8
II	37 4/8	36
	36 4/8	32 3/8
	38	25 6/8
III	44 4/8	36
	39 4/8	20 7/8
	39	30 5/8
IV	30 2/8	36
	31	39
	33 1/8	29
	24	38 4/8
V Густой посев	30 2/8	32
Сумма высот в дюймах	517,63	503,38

Пятнадцать перекрестноопыленных растений имеют здесь в среднем в высоту 34,5 дюйма, а пятнадцать самоопыленных растений — 33,55, что дает отношение 100 : 97.

Таким образом, превосходство перекрестноопыленных растений по высоте совершенно незначительно. По продуктивности, однако, различие было выражено гораздо яснее. Были собраны все коробочки с обеих групп растений (кроме густо посеянных бесплодных растений горшка V), а к концу сезона [при подсчете] к ним были прибавлены и немногие оставшиеся цветки. Четырнадцать перекрестноопыленных растений образовали 381 коробочку и цветки, тогда как четырнадцать самоопыленных растений образовали всего 293 коробочки и цветки,что дает отношение 100 : 77.

Dianthus caryophyllus

Обыкновенная гвоздика строго протерандрична, и поэтому в отношении опыления она в большой степени зависит от насекомых. Я видел лишь шмелей, которые посещали цветы, но я осмеливаюсь утверждать, что и другие насекомые также посещают ее. Общеизвестно, что в том случае, когда желают получить чистые семена, необходима величайшая осторожность * для того, чтобы предохранить от перекрестного опыления сорта, растущие в одном и том же саду. Пыльца обычно высыпается и теряется раньше, чем два рыльца этого же цветка расходятся и становятся готовыми к опылению. Вследствие этого я часто бывал вынужден пользоваться для самоопыления пыльцой от того же самого растения вместо того, чтобы пользоваться пыльцой из того же самого цветка. Но в двух случаях, когда я обращал внимание на это обстоятельство, я не был в состоянии обнаружить какой-либо заметной разницы в числе семян, образованных при этих двух формах самоопыления.

Несколько растений немахровой гвоздики было посажено в хорошую почву, и все эти растения были покрыты сеткой. Восемь цветков были опылены пыльцой другого растения и дали шесть коробочек, содержавших в среднем 88,6 семени, с максимальным числом 112 семян в одной из коробочек. Восемь других цветков были самоопылены описанным выше способом и дали семь коробочек, которые содержали в среднем по 82 семени, с максимальным числом 112 в одной из них.

Таким образом, по числу семян, образованных путем самоопыления и путем перекрестного опыления, разница была очень невелика, а именно соотношение чисел было равно здесь 100 : 92. Так как эти растения были покрыты сеткой, то они образовали естественным путем лишь небольшое число коробочек, содержавших семена, и это небольшое число коробочек, может быть, следует приписать деятельности трипсов и других мелких насекомых, которые посещают цветки. Значительное большинство самоопыленных естественным путем коробочек, образованных многими растениями, не содержало семян или содержало только одно единственное семя.

Исключив последние коробочки, я сосчитал семена в восемнадцати наилучших коробочках, и они содержали в среднем 18 семян. Одно из растений при естественном самоопылении было самофертильно в более высокой степени, чем какое-либо из других. В другом случае одно единственное защищенное растение образовало естественным путем восемнадцать коробочек, но лишь две из них содержали некоторое число семян, именно 10 и 15.

* «Cardeners' Chronicle», 1847, стр. 268.

Перекрестно- и самоопыленные растения первого поколения. — Многие семена, полученные от упомянутых выше перекрестноопыленных и искусственно самоопыленных цветков, были посеяны на открытом воздухе, и таким образом были выращены две большие гряды сеянцев, тесно примыкавшие одна к другой. Это было первое растение, с которым я экспериментировал, и я тогда не выработал еще какой-либо определенной схемы работы. Когда обе группы были в полном цвету, я подверг приблизительному измерению большое число растений, но сообщаю только, что перекрестноопыленные были в среднем на целых 4 дюйма выше самоопыленных. Судя по последующим измерениям, мы можем принять, что перекрестноопыленные растения имели в высоту около 28 дюймов, а самоопыленные около 24 дюймов, и это дает нам отношение 100 : 86. Из большого числа растений четыре перекрестноопыленных зацвели раньше, чем какое-либо из самоопыленных растений.

Тридцать цветков этих перекрестноопыленных растений первого поколения были снова опылены пыльцой другого растения этой же самой группы и дали двадцать девять коробочек, содержавших в среднем 55,62 семени, с максимумом 110 семян в одной из них.

Тридцать цветков на самоопыленных растениях были снова самоопылены: восемь из них пыльцой из того же самого цветка, а остальные — пыльцой из другого цветка того же самого растения, и эти цветки дали двадцать две коробочки, содержавшие в среднем 35,95 семени, с максимумом 61 семя в одной из них. Таким образом, мы видим, судя по числу семян на коробочку, что перекрестноопыленные растения, снова опыленные перекрестно, были более продуктивны, чем самоопыленные растения, снова самоопыленные, в отношении 100 : 65. Как перекрестноопыленные, так и самоопыленные растения, вследствие того, что они росли весьма скученно на двух грядах, образовали меньше хороших коробочек и меньшее число семян, чем их родители.

Перекрестно- и самоопыленные растения второго поколения. — Перекрестноопыленные и самоопыленные семена от перекрестноопыленных и самоопыленных растений последнего поколения были посеяны на противоположных сторонах двух горшков, но сеянцы не были достаточно прорежены, вследствие чего обе группы росли очень неправильно, и через некоторое время большинство самоопыленных растений отмерло, будучи заглушено. Мои измерения были вследствие этого очень неполными. Сначала перекрестноопыленные сеянцы казались наилучшими, и когда они имели в среднем, по приблизительной оценке, 5 дюймов в высоту, самоопыленные растения имели всего 4 дюйма. В обоих горшках перекрестноопыленные растения цвели первыми. Два наиболее высоких цветоноса перекрестноопыленных растений в двух горшках имели в высоту 17 и $16^1/_2$ дюйма, а два наиболее высоких цветоноса самоопыленных растений $10^1/_2$ и 9 дюймов. Таким образом, их высоты относились друг к другу, как 100 : 58. Но это соотношение, выведенное на основании лишь двух пар, очевидно, ни в какой мере не заслуживает доверия и не было бы приведено, если бы оно не было подтверждено иным путем. Я указываю в моих записях, что перекрестноопыленные растения были значительно более пышно развиты, чем растения противоположной стороны, и казались в два раза более объемистыми. Этой последней оценке можно доверять на основании определения веса этих двух групп в ближайшем поколении. Несколько цветков на этих перекрестноопыленных растениях было снова перекрестно опылено пыльцой другого растения той же группы, и несколько цветков на самоопыленных растениях было снова самоопылено, и из полученных таким путем семян были выращены растения следующего поколения.

Перекрестно- и самоопыленные растения третьего поколения.—Упомянутым только что семенам была дана возможность прорастать на голом песке, и они были

посажены парами на противоположных сторонах четырех горшков. Когда сеянцы были в полном цвету, наиболее высокий стебель на каждом растении был измерен до основания чашечки. Результаты измерений приведены в помещенной ниже таблице (XLVI). В горшке I перекрестноопыленные и самоопыленные растения цвели в одно и то же время, но в трех других горшках перекрестноопыленные цвели первыми. Эти последние растения продолжали также цвести осенью значительно дольше, чем самоопыленные.

Таблица XLVI

Dianthus caryophyllus (третье поколение)

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$28^6/_8$ $27^3/_8$	30 26
II	29 $29^4/_8$	$30^7/_8$ $27^4/_8$
III	$28^4/_8$ $23^4/_8$	$31^6/_8$ $24^5/_8$
IV	27 $33^4/_8$	30 25
Суммы высот в дюймах	227,13	225,75

Средняя высота восьми перекрестноопыленных растений равна здесь 28,39 дюйма, а средняя высота восьми самоопыленных — 28,21, что дает отношение 100 : 99. Таким образом, здесь не было разницы по высоте, о которой стоило бы говорить, но по общей мощности в пышности растений наблюдалась поразительная разница, как на это указывает их вес. После того как были собраны содержащие семена коробочки, восемь перекрестноопыленных растений и восемь самоопыленных растений были срезаны и взвешены; первые весили 43 унции, а последние лишь 21 унцию, что дает отношение 100 : 49.

Все эти растения содержались под сеткой, так что коробочки, которые они образовали, все должны были быть самоопылены естественным путем. Восемь перекрестноопыленных растений образовали двадцать одну подобную коробочку, из которых лишь двенадцать содержали семена, в среднем по 8,5 семени на коробочку. С другой стороны, восемь самоопыленных растений образовали не менее чем тридцать шесть коробочек, из которых я исследовал двадцать пять, и, за исключением трех, все содержали семена, в среднем по 10,63 семени на коробочку. Таким образом, отношение числа семян на одну коробочку, образованных растениями,

происшедшими от перекрестного опыления, к числу семян, образованных растениями, происшедшими от самоопыленных (обе группы были самоопылены естественным путем), было 100 : 125. Этот ненормальный результат является, вероятно, следствием того, что некоторые из самоопыленных растений варьировали таким образом, что их пыльца и рыльца созревали более одновременно, чем это свойственно данному виду; и мы уже видели, что некоторые растения в первом опыте отличались от других в том отношении, что были несколько более самофертильны.

Действие скрещивания со свежей линией. — Двадцать цветков самоопыленных растений последнего, или третьего, поколения (таблица XLVI) были опылены своей собственной пыльцой, но взятой из других цветков тех же растений. Они образовали пятнадцать коробочек, которые содержали (если пренебречь двумя, содержавшими всего три и шесть семян) в среднем 47,23 семени с максимальным числом 70 в одной из них. Самоопыленные коробочки от самоопыленных растений первого поколения дали намного более низкое среднее число — 35,95 семени; но так как эти последние растения росли чрезвычайно скученно, то нельзя сделать никакого вывода относительно этой разницы в их самофертильности. Сеянцы, выращенные из упомянутых выше семян, представляют собой растения четвертого самоопыленного поколения в нижеследующей таблице [XLVII, стр. 373].

Двенадцать цветков на тех же самых растениях третьего самоопыленного поколения (таблица XLVI) были опылены пыльцой перекрестноопыленных растений, приведенных в той же таблице. Эти перекрестноопыленные растения скрещивались между собой в трех предыдущих поколениях, и многие из них, без сомнения, были более или менее тесно родственны друг другу, но не в столь близкой степени, как в некоторых опытах с другими видами, так как многие растения гвоздики были выращены и опылены перекрестно в более ранних поколениях. Они не были родственны, или были родственны лишь в отдаленной степени, с самоопыленными растениями. Родители как самоопыленных, так и перекрестноопыленных растений были поставлены в наивозможно одинаковые условия на протяжении трех предыдущих поколений. Упомянутые выше двенадцать цветков образовали десять коробочек, содержавших в среднем 48,66 семени, с максимальным числом 72 в одной из них. Растения, выращенные из этих семян, могут быть названы *перекрестноопыленными между собой.*

Наконец, двенадцать цветков на тех же самых самоопыленных растениях третьего поколения были перекрестно опылены пыльцой растений, которые были получены из семян, купленных в Лондоне. Можно с уверенностью утверждать, что растения, образовавшие эти семена, росли в условиях, весьма отличных от тех, в которые были поставлены мои самоопыленные и перекрестноопыленные растения, и они не были ни в какой степени родственны между собой. Упомянутые выше двенадцать цветков, скрещенных таким образом, все образовали коробочки, но последние содержали низкое среднее число в 37,41 семени на коробочку, с максимальным числом 64 семени в одной из них. Удивительно, что это скрещивание со свежей линией не дало более высокого среднего числа семян, потому что, как мы сейчас увидим, растения, которые были получены из этих семян и которые могут быть названы *скрещенными с лондонской линией*, в сильной степени испытали благоприятное действие скрещивания как в отношении роста, так и в отношении плодовитости.

Упомянутым выше трем группам семян была дана возможность прорастать на голом песке. Многие из растений, скрещенных с лондонской линией, проросли ранее других и были отброшены, а многие из перекрестноопыленных между собой проросли позже, чем растения двух других групп. После того как семена

Таблица XLVII

Dianthus caryophyllus

№ горшка	Растения, скрещенные с лондонской линией	Растения, перекрестно опыленные между собой	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы	Дюймы
I	$39^5/_8$ $30^7/_8$	$25^1/_8$ $21^6/_8$	$29^2/_8$ +
II	$36^2/_8$ 0		$22^3/_8$ +
III	$28^5/_8$ +	$30^2/_8$ $23^1/_8$	
IV	$33^4/_8$ $28^7/_8$	$35^5/_8$ 32	30 $24^4/_8$
V	28 0	$34^4/_8$ $24^2/_8$	+ +
VI	$32^5/_8$ 31	$24^7/_8$ 26	$30^3/_8$ $24^4/_8$
VII	$41^7/_8$ $34^7/_8$	$29^7/_8$ $26^4/_8$	$27^7/_8$ 27
VIII	$34^5/_8$ $28^5/_8$	29 0	$26^6/_8$ +
IX	$25^5/_8$ 0	$28^5/_8$ +	+ 0
X	38 $32^1/_8$	$28^4/_8$ +	$22^7/_8$ 0
Сумма высот в дюймах	525,13	420,00	265,50

проросли подобным образом, они были посажены в десять горшков, разделенных на три части поверхностными перегородками, но в том случае, когда одновременно прорастали лишь две группы семян, их сажали на противоположных сторонах других горшков; это обозначено пустыми местами в одном из трех столбцов таблицы XLVII. 0 в таблице обозначает, что сеянец отмер прежде, чем был измерен, а + обозначает, что растение не образовало цветоноса и поэтому не было измерено.

Заслуживает упоминания то, что не менее восьми из восемнадцати самоопыленных растений либо отмерло, либо не цвело, тогда как лишь три из восемнадцати перекрестноопыленных между собой растений и четыре из двадцати растений, скрещенных с лондонской линией, находились в этом положении. Самоопыленные растения имели, несомненно, менее мощный вид, чем растения двух других групп, так как их листья были мельче и у́же. Лишь в одном горшке самоопыленное растение цвело ранее одной из двух групп скрещенных растений, между которыми не было заметной разницы по сроку цветения. Растения были измерены до основания чашечки поздно осенью, после того, как они закончили свой рост.

Средняя высота шестнадцати растений, скрещенных с лондонской линией, равна в предыдущей таблице 32,82 дюйма, средняя высота пятнадцати перекрестноопыленных между собой растений равна 28 дюймам, а средняя высота десяти самоопыленных растений — 26,55 дюйма.

Таким образом, по высоте мы имеем следующие соотношения:

Скрещенные с лондонской линией относятся к самоопыленным, как	100 : 81
Скрещенные с лондонской линией относятся к перекрестноопыленным между собой, как	100 : 85
Перекрестноопыленные между собой относятся к самоопыленным, как	100 : 95

Эти три группы растений, которые, как следует вспомнить, все произошли с материнской стороны от растений третьего самоопыленного поколения, опыленных тремя различными путями, были оставлены открытыми для посещения насекомыми, и их цветки перекрестно опылялись ими в широкой мере. Когда коробочки каждой группы созрели, они были собраны и хранились отдельно, причем пустые или плохие выбрасывались. Но к середине октября, когда коробочки не могли более созревать, все они были собраны и сосчитаны, как хорошие, так и плохие.

Коробочки были затем раздавлены, семена очищены с помощью сит и взвешены. В целях единообразия, результаты даны из того расчета, как будто бы в каждой группе имелось по двадцати растений.

Шестнадцать растений, скрещенных с лондонской линией, в действительности образовали 286 коробочек; следовательно, двадцать таких растений образовали бы 357,5 коробочек, и, судя по действительному весу семян, двадцать растений должны были бы дать 462 грана семян.

Пятнадцать перекрестноопыленных между собой растений в действительности образовали 157 коробочек; следовательно, двадцать таких растений образовали бы 209,3 коробочки, а семена весили бы 208,48 грана.

Десять самоопыленных растений в действительности образовали 70 коробочек; следовательно, двадцать таких растений образовали бы 140 коробочек, а семена весили бы 153,2 грана.

На основании этих данных мы получаем следующие соотношения:

Число коробочек, образованных равным числом растений трех групп

	Число коробочек
Скрещенные с лондонской линией относятся к самоопыленным, как	100 : 39
Скрещенные с лондонской линией относятся к перекрестноопыленным между собой, как	100 : 45
Перекрестноопыленные между собой относятся к самоопыленным, как	100 : 67

Вес семян, образованных равным числом растений трех групп

	Вес семян
Скрещенные с лондонской линией относятся к самоопыленным, как	100 : 33
Скрещенные с лондонской линией относятся к перекрестноопыленным между собой, как	100 : 45
Перекрестноопыленные между собой относятся к самоопыленным, как	100 : 73

Таким образом, мы видим, насколько сильно потомство самоопыленных растений третьего поколения, скрещенного со свежей линией, увеличило свою плодовитость, будем ли мы судить о ней по числу образованных коробочек или по весу содержавшихся семян, причем этот последний способ является наиболее заслуживающим доверия. Даже потомство самоопыленных растений той же самой линии, несмотря на то, что обе группы в течение долгого времени находились в одних и тех же условиях, значительно повысило свою плодовитость, как было доказано этими же двумя методами.

В заключение было бы полезно повторить относительно плодовитости этих трех групп растений, что их цветки были оставлены доступными для свободного посещения насекомыми и были, без сомнения, перекрестно опылены ими, как можно заключить по большому числу образованных хороших коробочек. Все эти растения являлись потомками одних и тех же материнских растений, и резко заметная разница в их плодовитости должна быть приписана природе пыльцы, употреблявшейся для опыления их родителей, а разница в природе пыльцы должна быть приписана различным воздействиям, которым образующие пыльцу родители подвергались во многих предыдущих поколениях.

Окраска цветков. — Цветки, образованные самоопыленными растениями последнего, или четвертого, поколения, были так же однородны по оттенку, как и цветки дикого вида, имея бледнорозовую или розовую окраску. Аналогичные случаи у Mimulus и Ipomoea, наблюдавшиеся после самоопыления в течение многих поколений, были уже приведены. Цветки перекрестноопыленных между собой растений четвертого поколения были также почти однородны по окраске. С другой стороны, цветки растений, скрещенных с лондонской линией, или растений, полученных от скрещивания со свежей линией, которая имела темномалиновые цветки, чрезвычайно варьировали по окраске, чего можно было ожидать и что является общим правилом у сеянцев гвоздики. Заслуживает внимания то, что лишь два или три растения, скрещенные с лондонской линией, образовали темномалиновые цветки, подобные цветкам их отцовских растений, и лишь очень немного цветков бледнорозового цвета, подобных цветкам их материнских растений. Громадное большинство растений имело лепестки, продольно и различным образом испещренные двумя красками, причем, однако, основной оттенок был в некоторых случаях более темным, чем основной оттенок материнских растений.

XII. MALVACEAE

Hibiscus africanus

Многие цветки этого Hibiscus были опылены пыльцой другого растения, а многие другие самоопылены. Несколько большее относительное число перекрестноопыленных цветков по сравнению с самоопыленными образовало коробочки, и перекрестноопыленные коробочки содержали несколько больше семян. Самоопыленные семена были немного более тяжелыми, чем равное число перекрестноопыленных семян, но они плохо прорастали, и я вырастил лишь по четыре растения каждой группы. Из четырех горшков в трех перекрестноопыленные растения цвели первыми.

Таблица XLVIII

Hibiscus africanus

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	13 4/8	16 2/8
II	14	14
III	8	7
IV	17 4/8	20 4/8
Сумма высот в дюймах	53,00	57,75

Четыре перекрестноопыленных растения имеют в среднем в высоту 13,25 дюйма, а четыре самоопыленных — 14,43, что дает отношение 100 : 109. Здесь мы имеем редкий случай, когда самоопыленные растения превосходили по высоте перекрестноопыленные, но измерены были только четыре пары, и эти пары не росли хорошо или одинаково. Я не сравнивал плодовитость этих двух групп.[38]

ГЛАВА V

GERANIACEAE, LEGUMINOSAE, ONAGRACEAE И ДР.

Pelargonium zonale, скрещивание между растениями, размножаемыми путем черенкования, не производит благоприятного эффекта. — *Tropaeolum minus*.— *Limnanthes douglasii*. — *Lupinus luteus* и *pilosus*. — *Phaseolus multiflorus* и *vulgaris*. — *Lathyrus odoratus*, сорта его в Англии никогда не скрещиваются между собой естественным путем. — *Pisum sativum*, его сорта редко скрещиваются между собой, но скрещивание между ними имеет в высшей степени благоприятное действие. — *Sarothamnus scoparius*, изумительное действие скрещивания. — *Ononis minutissima*, ее клейстогамные цветки. — Общие выводы касательно Leguminosae. — *Clarkia elegans*. — *Bartonia aurea*. — *Passiflora gracilis*.— *Apium petroselinum*. — *Scabiosa atro-purpurea*. — *Lactuca sativa*. — *Specularia speculum*. — *Lobelia ramosa*, преимущества перекрестного опыления на протяжении двух поколений. — *Lobelia fulgens*. — *Nemophila insignis*, большие преимущества перекрестного опыления. — *Borago officinalis*. — *Nolana prostrata*.

XIII. GERANIACEAE

Pelargonium zonale

Это растение, как общее правило, в сильной степени протерандрично * и поэтому приспособлено к перекрестному опылению с помощью насекомых. Некоторое количество цветков на обыкновенной багряно-красной (шарлаховой) разновидности было самоопылено, а другие цветки были опылены пыльцой другого растения, но как только я это сделал, я вспомнил, что эти растения были размножены черенками от одной и той же линии[34] и явились поэтому в тесном смысле слова частями одной и той же особи. Тем не менее, сделав скрещивание, я решил сохранить семена, которые, после их прорастания на песке, были посажены по противоположным сторонам трех горшков. В одном горшке такое quasi-скрещенное растение очень скоро превзошло по росту и красоте самоопыленное растение и сохраняло это превосходство неизменно и в дальнейшем. В двух других горшках

* М-р Дж. Денни, крупный оригинатор новых сортов пеларгоний, указав на то, что этот вид является протерандричным, прибавляет (J. Denny, «The Florist and Pomologist», Jan. 1872, стр. 11): «Имеются некоторые сорта, в особенности те, которые имеют лепестки розового цвета, или те, которые обладают слабой конституцией, у которых пестик расправляется одновременно или даже до того, как лопаются пыльники, и у которых, кроме того, пестик часто короткий, так что в то время, когда он расправляется, его как бы заглушают лопающиеся пыльники; эти сорта дают много семян, так как каждое семя происходит от опыления пыльцой из того же самого цветка. Я мог бы назвать для иллюстрации этого факта сорт Христину». Мы имеем здесь интересный случай изменчивости в функционально важной области.

сеянцы на обеих сторонах были в продолжение некоторого времени в точности одинаковы; но когда самоопыленные растения имели в высоту примерно 10 дюймов, они немного превосходили соответствующие им растения противоположной стороны и, начиная с этого момента, обнаруживали более определенное и возрастающее превосходство, так что самоопыленные растения в общем несколько превосходили quasi-скрещенные растения. В этом случае, как и в случае с Origanum, если скрещиваются особи, размноженные бесполым путем от одной и той же линии, подвергавшиеся в течение долгого времени действию одних и тех же условий, не достигается никаких преимуществ.

Несколько цветков другого растения того же самого сорта было опылено пыльцой из более молодых цветков того же самого растения, чтобы избежать употребления старой и давно высыпавшейся пыльцы из того же самого цветка, так как я думал, что последняя может оказаться менее деятельной, чем свежая пыльца. Другие цветки на этом же самом растении были опылены свежей пыльцой, взятой от растения, относительно которого было известно, что, несмотря на чрезвычайно большое сходство, оно возникло как отдельный сеянец. Самоопыленные семена проросли несколько ранее других, но как только я получил одинаковые пары, они были посажены на противоположных сторонах четырех горшков.

Когда обе группы сеянцев имели в высоту от 4 до 5 дюймов, они были равны, за исключением сеянцев в горшке IV, в котором перекрестноопыленное растение намного превосходило по высоте самоопыленное. Когда сеянцы имели в высоту от 11 до 14 дюймов, они были измерены до верхушек своих самых верхних листьев; перекрестноопыленные имели в среднем в высоту 13,46 дюйма, а самоопыленные 11,07 дюйма, т. е. соотношение между их высотами было равно 100 : 82. Пятью месяцами позже сеянцы были измерены снова таким же образом; полученные результаты даны в приведенной здесь таблице XLIX.

Таблица XLIX

Pelargonium zonale

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	22 3/8 19 6/8	25 5/8 12 4/8
II	15 12 2/8	19 6/8 22 3/8
III	30 5/8 18 4/8	19 4/8 7 4/8
IV	38	9 1/8
Сумма высот в дюймах	156,50	116,38

Семь перекрестноопыленных растений достигали теперь в высоту в среднем 22,35 дюйма, а семь самоопыленных 16,62 дюйма, что дает отношение 100 : 74. Но вследствие большого неравенства между многими растениями результаты менее достоверны, чем в большинстве других случаев. В горшке II два самоопыленных растения все время превосходили два перекрестноопыленных, за исключением того периода, когда они находились в очень молодом возрасте.

Так как я хотел установить, как эти растения будут вести себя во время вторичного роста, то они были срезаны у самой поверхности почвы в то время, когда они сильно росли. Перекрестноопыленные растения проявили тогда свое превосходство иным образом, так как из семи растений лишь одно погибло в результате этой операции, в то время как три самоопыленных растения вовсе не оправились после этой операции. По этой причине не было надобности сохранять какие-либо из этих растений, за исключением тех, которые находились в горшках I и III. В следующем году перекрестноопыленные растения в этих двух горшках во время вторичного роста обнаружили почти такое же самое относительное превосходство над самоопыленными, как и прежде.

Tropaeolum minus

Цветки отличаются протерандричностью и ясно приспособлены к перекрестному опылению насекомыми, как это было показано Шпренгелем и Дельпино.[35] Двенадцать цветков на нескольких растениях, росших на открытом воздухе, были опылены пыльцой другого растения и образовали одиннадцать коробочек, содержавших всего двадцать четыре хороших семени. Восемнадцать цветков были опылены своей собственной пыльцой и образовали всего одиннадцать коробочек,

Таблица L

Tropaeolum minus

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	65	31
	50	45
II	69	42
	35	45
III	70	$50^4/_8$
	$59^4/_8$	$55^4/_8$
IV	$61^4/_8$	$37^4/_8$
	$57^4/_8$	$61^4/_8$
Сумма высот в дюймах	467,5	368,0

содержавших двадцать два хороших семени, так что значительно большее число перекрестноопыленных цветков, по сравнению с самоопыленными, образовало коробочки, и перекрестноопыленные коробочки содержали несколько больше семян, чем самоопыленные,—отношение 100 : 92. Однако семена из самоопыленных коробочек были тяжелее семян из перекрестноопыленных коробочек в отношении 100 : 87.

Семена на одинаковой стадии прорастания были посажены на противоположных сторонах четырех горшков, но измерены были до верхушек стебля лишь два самых высоких растения по обе стороны каждого горшка. Горшки были помещены в оранжерее, и растения выращивались на тычинах, так что они взбирались до необычной высоты. В трех горшках перекрестноопыленные растения цвели первыми, но в четвертом — одновременно с самоопыленными. Когда сеянцы имели от 6 до 7 дюймов в высоту, перекрестноопыленные растения начали обнаруживать небольшое превосходство над соответствующими растениями противоположной стороны. Достигнув значительной высоты, восемь наиболее высоких перекрестноопыленных растений имели в среднем 44,43 дюйма, а восемь наиболее высоких самоопыленных растений — 37,34 дюйма, что дает отношение 100 : 84. Когда их рост закончился, они были снова измерены, и результаты представлены в таблице L [см. стр. 379].

Восемь наиболее высоких перекрестноопыленных растений имели теперь в среднем в высоту 58,43 дюйма, а восемь наиболее высоких самоопыленных — 46 дюймов, что составляет отношение 100 : 79.

Имелось также большое различие в плодовитости обеих групп растений, которые были оставлены в оранжерее непокрытыми. 17 сентября были собраны коробочки со всех растений и были подсчитаны семена. Перекрестноопыленные растения дали 243 семени, в то время как такое же точно число самоопыленных растений дало всего 155 семян, что дает отношение 100 : 64.

Limnanthes douglassii[36]

Несколько цветков были опылены перекрестно или самоопылены обычным способом, однако заметной разницы в числе образованных ими семян не было. Громадное число самоопыленных естественным путем коробочек образовалось также под сеткой. Из вышеупомянутых семян были выращены сеянцы в пяти горшках, и когда перекрестноопыленные сеянцы имели около 3 дюймов в высоту, они обнаруживали небольшое превосходство над самоопыленными. Когда перекрестноопыленные сеянцы достигли вдвое большей высоты, шестнадцать перекрестноопыленных и шестнадцать самоопыленных растений были измерены до верхушек своих листьев; первые имели в среднем в высоту 7,3 дюйма, а самоопыленные — 6,07 дюйма, что дает отношение 100 : 83. Во всех горшках, за исключением горшка IV, перекрестноопыленное растение зацветало раньше, чем какое-либо из самоопыленных растений. Когда растения вполне выросли, они снова были измерены до верхушек зрелых коробочек; при этом были получены следующие результаты [табл. LI, стр. 381].

Шестнадцать перекрестноопыленных растений имели теперь в среднем 17,46 дюйма в высоту, а пятнадцать самоопыленных (так как одно отмерло) — 13,85 дюйма, что составляет отношение 100 : 79. М-р Гальтон считает, что было бы вернее более высокое отношение, именно 100 : 76. Он изобразил графически результаты вышеприведенных измерений, и к полученной этим путем кривой он добавил слова: «очень хорошая». Обе группы растений образовали обильное количество семенных коробочек, и, поскольку можно было судить на-глаз, между ними не было никакой разницы в отношении плодовитости.

Таблица LI

Limnanthes douglasii

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$17^7/_8$	$15^1/_8$
	$17^6/_8$	$16^4/_8$
	13	11
II	20	$14^4/_8$
	22	$15^6/_8$
	21	$16^1/_8$
	$18^4/_8$	17
III	$15^6/_8$	$11^4/_8$
	$17^2/_8$	$10^4/_8$
	14	0
IV	$20^4/_8$	$13^4/_8$
	14	13
	18	$12^2/_8$
V	17	$14^2/_8$
	$18^5/_8$	$14^1/_8$
	$14^2/_8$	$12^5/_8$
Сумма высот в дюймах	279,50	207,75

XIV. LEGUMINOSAE

В этом семействе я поставил опыты со следующими шестью родами: Lupinus, Phaseolus, Lathyrus, Pisum, Sarothamus и Ononis.

Lupinus luteus *

Небольшое число цветков было опылено пыльцой другого растения, но вследствие неблагоприятного времени года от перекрестного опыления образовалось всего два семени. От того же самого растения, которое принесло два перекрестно-

* Строение цветков этого растения и способ их опыления были описаны Г. Мюллером (H. Müller, «Befruchtung» etc., стр. 243). Цветки не выделяют обильного нектара, и пчелы посещают их обыкновенно из-за их пыльцы. М-р Фаррер, однако, замечает (Farrer, «Nature», 1872, стр. 499), что «у спинки и у основания паруса имеется углубление, в котором я не был в состоянии обнаружить нектар. Но пчелы, которые постоянно посещают эти цветки, несомненно, проникают именно в это углубление в поисках того, чего они хотят, а не в тычиночную трубку».[37]

опыленных семени, было сохранено девять семян, происшедших из цветков, которые самоопылились под сеткой естественным путем. Одно из этих перекрестноопыленных семян было посеяно в горшке с двумя самоопыленными семенами на противоположной стороне; последние взошли на два-три дня ранее перекрестноопыленного семени. Второе перекрестноопыленное семя было посеяно сходным образом с двумя самоопыленными семенами на противоположной стороне; последние также взошли приблизительно на день раньше перекрестноопыленного. Поэтому в обоих горшках перекрестноопыленные сеянцы, вследствие того, что они позже взошли, вначале были вполне превзойдены самоопыленными; тем не менее, это положение вещей потом полностью изменилось, дав обратное соотношение. Семена были посеяны поздно осенью, и горшки, которые были слишком малы, сохранялись в оранжерее. Вследствие этого растения росли плохо, и в обоих горшках больше всего страдали самоопыленные растения. Два перекрестноопыленных растения во время цветения следующей весной имели в высоту по 9 дюймов; одно из самоопыленных растений имело в высоту 8, а три других только по 3 дюйма, будучи, таким образом, настоящими карликами. Два перекрестноопыленных растения образовали тринадцать бобов, в то время как четыре самоопыленных растения образовали всего один единственный. Несколько других самоопыленных растений, которые были выращены отдельно в бóльших горшках, образовали под сеткой несколько бобов, самоопыленных естественным путем, и семена из этих бобов были использованы в описанном далее опыте.

Перекрестно- и самоопыленные растения второго поколения. — Только что упомянутые самоопыленные естественным путем семена и семена перекрестноопыленные, полученные путем скрещивания между собой двух перекрестноопыленных растений последнего поколения, после того как они проросли на песке, были посажены парами на противоположных сторонах трех больших горшков. Когда сеянцы имели в высоту всего 4 дюйма, перекрестноопыленные растения слегка превосходили соответствующие им растения противоположной стороны.

Таблица LII

Lupinus luteus

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	33 2/8	24 4/8
	30 4/8	18 4/8
	30	28
II	29 4/8	26
	30	25
III	30 4/8	28
	31	27 2/8
	31 4/8	24 4/8
Сумма высот в дюймах	246,25	201,75

Достигнув своей полной высоты, каждое из перекрестноопыленных растений превосходило по высоте соответствующее ему растение противоположной стороны. Тем не менее, самоопыленные растения во всех трех горшках цвели раньше перекрестноопыленных! Результаты измерений даны в таблице LII [стр. 382].

Восемь перекрестноопыленных растений имеют здесь в среднем в высоту 30,78 дюйма, а восемь самоопыленных — 25,21 дюйма, что дает отношение 100 : 82. Эти растения были оставлены в оранжерее непокрытыми для того, чтобы они завязали бобы, но они образовали очень мало хороших бобов, возможно, отчасти, вследствие малого количества посещавших их пчел. Перекрестноопыленные растения образовали девять бобов, содержавших в среднем по 3,4 семени, а самоопыленные растения — семь бобов, содержавших в среднем по 3 семени, так что отношение числа семян, собранных с равного количества растений, было равно 100 : 88.

Два других перекрестноопыленных сеянца, каждый с двумя самоопыленными сеянцами на противоположных сторонах того же самого большого горшка, в начале сезона были вынуты из своих горшков, не будучи потревожены, и посажены в открытый грунт хорошего качества. Таким образом, они были поставлены в условия лишь небольшой конкуренции друг с другом, по сравнению с растениями в приведенных выше трех горшках. Осенью два перекрестноопыленных растения были приблизительно на 3 дюйма выше, чем четыре самоопыленных растения; они выглядели также более сильными и образовали намного больше бобов.

Два других перекрестноопыленных и самоопыленных семени той же самой порции после прорастания на песке были посажены на противоположных сторонах большого горшка, в котором в течение долгого времени росла Calceolaria, и были, следовательно, подвергнуты действию неблагоприятных условий; два перекрестноопыленных растения в конце концов достигли высоты в $20^1/_2$ и 20 дюймов, в то время как два самоопыленных имели в высоту лишь 18 и $9^1/_2$ дюйма.

Lupinus pilosus

Из-за ряда случайностей мне снова не посчастливилось в получении достаточного числа перекрестноопыленных сеянцев, и помещенные ниже результаты не стоило бы приводить, если бы они не находились в строгом согласии с результатами, только что приведенными в отношении *L. luteus*. Сначала я вырастил лишь один перекрестноопыленный сеянец, который был помещен в условия конкуренции с двумя самоопыленными сеянцами на противоположной стороне того же самого горшка. Эти растения, не будучи потревожены, вскоре после этого были высажены в открытый грунт. Осенью перекрестноопыленное растение выросло до таких больших размеров, что оно почти заглушило два самоопыленных растения, которые были настоящими карликами, и последние отмерли, не дав ни одного зрелого боба.

Несколько самоопыленных семян было одновременно посажено отдельно в открытый грунт; два самых высоких из них имели в высоту 33 и 32 дюйма, в то время как одно перекрестноопыленное растение имело в высоту 38 дюймов. Последнее растение образовало также намного больше бобов, чем какое-либо из самоопыленных растений, несмотря на то, что самоопыленные росли отдельно. Небольшое число цветков на одном перекрестноопыленном растении было опылено пыльцой одного из самоопыленных растений, так как я не имел другого перекрестноопыленного растения, от которого можно было бы взять пыльцу. Одно из самоопыленных растений, будучи покрыто сеткой, образовало большое количество самоопыленных естественным путем бобов.

Перекрестно- и самоопыленные растения второго поколения. — Из перекрестноопыленных и самоопыленных семян, полученных только что описанным способом, мне удалось вырастить до зрелого состояния всего пару растений, которые содержались в горшке в оранжерее. Перекрестноопыленное растение выросло до высоты в 33 дюйма, а самоопыленное до высоты в 26½ дюйма. Первое растение образовало в то время, когда оно содержалось еще в оранжерее, восемь бобов, содержавших в среднем по 2,77 семени, а последнее — всего два боба, содержавших в среднем по 2,5 семени. Средняя высота двух перекрестноопыленных растений двух поколений, взятых вместе, была равна 35,5 дюйма, а средняя высота трех самоопыленных растений тех же самых двух поколений — 30,5 дюйма, т. е. соотношение высот было равно 100 : 86. *

Phaseolus multiflorus[38]

Это растение, «scarlet-runner» английских садовников и *P. coccineus* Ламарка, первоначально было получено из Мексики, как мне сообщил м-р Бентам. Цветы его построены таким образом, что пчелы и шмели, которые беспрерывно их посещают, почти всегда садятся на левое крыло венчика, так как они могут лучше всего сосать нектар с этой стороны. Их тяжесть и движения опускают лепесток, и это заставляет рыльце выдвигаться из спирально скрученного киля, а щеточка из волосков вокруг рыльца выталкивает перед ним пыльцу. Пыльца прилипает к голове или хоботку работающей в цветке пчелы и таким образом либо наносится на рыльце того же самого цветка, либо переносится на другой цветок.** Несколько лет назад я покрыл несколько растений большой сеткой, и эти растения образовали в одном случае около одной трети, а в другом случае около одной восьмой того числа бобов, которое образовало то же число непокрытых растений, росших в непосредственной близости.*** Эта пониженная плодовитость не была вызвана каким-либо повреждением, причиненным сеткой, так как я передвигал крылья венчика у многих защищенных сеткой цветков таким же точно образом, как это производят пчелы, и эти цветки образовали прекрасные бобы. Когда сетка была убрана, цветки тотчас же начали посещаться пчелами, и было интересно наблюдать, как быстро растения покрывались молодыми бобами. Так как цветки часто посещаются

* Мы видим здесь, что как *Lupinus luteus*, так и *L. pilosus* оба обильно дают семена при преграждении доступа насекомым, но м-р Суэл из Кристчерча в Новой Зеландии сообщает мне (см. «Gardeners' Chronicle», 1858, стр. 828) о том, что садовые сорта люпина не посещаются там какими-либо пчелами и что они завязывают семена менее обильно, чем какое-либо другое ввезенное мотыльковое растение, за исключением красного клевера. Он добавляет: «Летом ради развлечения я освобождал тычинки с помощью булавки, и всегда боб с семенами вознаграждал меня за мой труд, причем все соседние цветки, не подвергнутые подобной операции, оказывались пустыми». Я не знаю, к какому виду относится это указание. [Статью Дарвина о сообщении Суэла см. этот том, стр. 632].

** Цветки были описаны Дельпино и превосходным образом м-ром Фаррером (F a r r e r, «Annals and Mag. of Nat. Hist.», т. II, 4-я серия, окт. 1868, стр. 256). Мой сын Фрэнсис объяснил («Nature», Jan. 8, 1874, стр. 189) пользу одной особенности в их строении, именно небольшого вертикального выступа на единственной свободной тычинке близ ее основания, который кажется помещенным как будто для того, чтобы охранять вход в две нектарные ямки в тычиночном влагалище. Он показал, что этот выступ не дает пчелам возможности достигнуть нектара, если они не направятся в левую часть цветка, и что для перекрестного опыления совершенно необходимо, чтобы пчелы садились на левое крыло венчика.

*** «Gardeners' Chronicle», 1857, стр. 725, и в особенности там же, 1858, стр. 828. Также «Annals and Mag. of Nat. Hist.», 3-я серия, т. II, 1858, стр. 462. [См. этот том, стр. 630 и 632].

трипсами, то самоопыление большинства цветков под сеткой, быть может, было обязано деятельности этих мелких насекомых. Д-р Огл также закрывал значительную часть растения, и «из огромного числа цветков, защищенных таким образом, ни один не образовал боба, в то время как непокрытые цветки в большей своей части были плодовиты». М-р Белт приводит более любопытный случай: это растение хорошо растет и цветет в Никарагуа, но так как ни одна из местных пчел не посещает цветков, то на этом растении никогда не образовалось ни одного плода. *

На основании изложенных фактов мы можем быть почти уверены, что особи одного и того же сорта, либо различных сортов, при том условии, что они растут близко друг от друга и цветут в одно и то же время, будут скрещиваться между собой, но сам я не могу привести прямого доказательства того, что это действительно происходит, так как в Англии обычно культивируется лишь один единственный сорт. Однако я получил сообщение от В. А. Лейтона о том, что растения, выращенные им из обыкновенных семян, дали семена, которые отличались необычайным образом по окраске и форме, что заставило думать, что их родители должны были скреститься между собой. Во Франции г. Фермон неоднократно сажал в непосредственной близости друг от друга сорта, которые обыкновенно сохраняют свои особенности при семенном размножении и имеют различно окрашенные цветки и семена; полученное таким образом потомство варьировало столь сильно, что едва ли могло быть сомнение в том, что они скрестились между собой.** С другой стороны, профессор Г. Гофман*** не верит в естественное скрещивание разновидностей, так как, несмотря на то, что сеянцы, выращенные от двух рас, росших в непосредственной близости друг от друга, дали растения, которые принесли семена смешанного характера, он нашел, что это равным образом происходило также и у растений, отделенных расстоянием от 40 до 150 шагов от другой разновидности; поэтому он приписывает смешанный характер семян произвольной изменчивости. Но вышеуказанное расстояние должно было бы быть далеко не достаточным для того, чтобы оно могло исключить перекрестное опыление: для капуст было установлено, что они перекрестно опыляются на расстоянии, во много раз превосходящем указанное, а тщательный в своих наблюдениях Гертнер **** приводит много примеров, когда растения, росшие друг от друга на расстоянии от 600 до 800 ярдов, опыляли друг друга. Профессор Гофман утверждает даже, что цветки фасоли специально приспособлены для перекрестного опыления. Он заключил в мешочки несколько цветков, и так как бутоны часто опадали, то он приписывает частичную стерильность этих цветков вредному действию мешочков, а не устранению насекомых. Но единственно надежным методом экспериментирования является покрывание [сеткой] целого растения, которое в этом случае никогда не страдает.

Самоопыленные семена были получены у цветков, покрытых сеткой, путем передвигания вверх и вниз крыльев венчика таким же точно образом, как это

* Ogle, «Popular Science Review», 1870, стр. 168. Belt, «The Naturalist in Nicaragua», 1874, стр. 70. Последний автор приводит случай (Belt, «Nature», 1875, стр. 26) позднего посева *P. multiflorus* близ Лондона, который «стал бесплодным» из-за того, что шмели прогрызали отверстия у основания цветков, как они это часто делают, вместо того, чтобы проникать в цветки надлежащим образом.

** Fermond, «Fécondation chez les Végétaux», 1859, стр. 34—40. Он прибавляет, что г. Виллье описал естественный гибрид, который он называет «*P. coccineus hybridus*» (M. Villiers, «Annales de la Soc. R. de Horticulture», июнь 1844).

*** Hoffmann, «Bestimmung des Werthes von Species und Varietät», 1869, стр. 47—72.

**** Gärtner, «Kenntniss der Befruchtung», 1844, стр. 573, 577.

делают пчелы; а перекрестноопыленные семена были получены путем скрещивания двух растений из числа находившихся под той же сеткой. Семена, после прорастания на песке, были посажены на противоположных сторонах двух больших горшков, и им были предоставлены для обвивания одинаковые по размерам тычины. Когда растения достигли 8 дюймов в высоту, они были равны по величине на обеих сторонах. Перекрестноопыленные растения цвели раньше самоопыленных в обоих горшках. Как только одно из растений каждой пары дорастало до верхушки своей тычины, оба растения измерялись.

Таблица LIII

Phaseolus multiflorus

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	87	$84^6/_8$
	88	87
	$82^4/_8$	76
II	90	$76^4/_8$
	$82^4/_8$	$87^4/_8$
Сумма высот в дюймах	430,0	411,75

Средняя высота пяти перекрестноопыленных растений равна 86 дюймам, а средняя высота пяти самоопыленных растений — 82,35 дюйма, что дает отношение 100 : 96. Горшки содержались в оранжерее, и в отношении плодовитости между обеими группами была небольшая разница, либо не было никакой. Следовательно, поскольку позволяют судить эти немногочисленные наблюдения, преимущество, достигаемое в результате перекрестного опыления, весьма незначительно.

Phaseolus vulgaris

Что касается этого вида, то я лишь убедился в том, что цветки были в высшей степени плодовиты при условии преграждения доступа насекомым, как это действительно и должно быть, так как эти растения часто выгоняются зимой, когда не бывает насекомых. Несколько растений двух сортов (именно Кентербери и выгоночная фасоль Фулмера) * были покрыты сеткой, и они образовали, повидимому, столько же бобов, содержавших такое же количество семян, как и несколько непокрытых растений, росших рядом, но ни бобы, ни семена не были действительно сосчитаны. Это различие в самофертильности между *P. vulgaris* и *multiflorus* замечательно, поскольку эти два вида настолько родственны друг другу, что Линней считал, что они образуют один вид. Когда сорта *P. vulgaris* растут в открытом грунту рядом друг с другом, они иногда в широких размерах скрещиваются между

* [Fulmer's Forcing Bean.]

собой, несмотря на их способность к самоопылению. М-р Коу сообщил мне замечательный случай этого рода, относившийся к черносемянному, белосемянному и коричневосемянному сортам, которые выращивались все вместе. Разнообразие характера сеянцев второго поколения, выращенного мною из семян растений м-ра Коу, было удивительное. Я мог бы привести другие аналогичные случаи, и этот факт хорошо известен садоводам. *

Lathyrus odoratus

Почти каждый, кто изучал строение цветков мотыльковых, убеждался в том, что они специально приспособлены к перекрестному опылению, хотя многие из видов точно так же способны к самоопылению. Поэтому пример *Lathyrus odoratus*, или душистого горошка, представляет интерес, так как в Англии душистый горошек, повидимому, неизменно самоопыляется. Я заключаю, что это так, потому что пять сортов, сильно различающихся по окраске цветков, но ни в каком-либо другом отношении, обычно продаются семенами и сохраняют свой тип, и, однако, обратившись за справкой к двум крупным семеноводам, выводящим семена на продажу, я узнал, что они не принимают никаких мер предосторожности для обеспечения чистоты, так как все пять сортов обычно выращиваются в непосредственной близости друг от друга.** Я сам нарочно производил сходные опыты с тем же самым результатом. Хотя эти разновидности всегда сохраняют свой тип [при семенном размножении], однако, как мы сейчас увидим, один из пяти хорошо известных сортов изредка дает начало другому, который обнаруживает все присущие обычно первому сорту признаки. Благодаря этому интересному факту и тому, что темнее окрашенные сорта наиболее продуктивны, они увеличиваются в числе и, если не ведется отбора, вовсе вытесняют другие, как мне сообщил об этом покойный м-р Мастерс.[39]

С целью убедиться, каково будет действие скрещивания двух сортов, некоторое количество цветов пурпурного душистого горошка, который имеет темный красно-пурпурный флаг с окрашенными в фиолетовый цвет крыльями и килем, было кастрировано в очень молодом возрасте и опылено пыльцой сорта Пэйнтед Леди.

Последний сорт имеет окрашенный в бледновишневый цвет флаг с почти белыми крыльями и килем. В двух случаях я получил из опыленного таким образом цветка растения, совершенно походившие на обе родительские формы, но большее число походило на отцовскую разновидность. Сходство было настолько полное, что я должен был бы подозревать какую-либо ошибку в этикетировке, если бы растения, которые вначале были по внешности тождественны с отцовским растением, т. е. с сортом Пэйнтед Леди, не образовали в более позднюю часть сезона цветки, имевшие пятна и полоски темнопурпурного цвета. Это является интересным примером частичной реверсии [возврата] у одной и той же особи по мере того, как она становится старше. Растения с пурпурными цветками были выброшены, так как не была исключена возможность того, что они явились результатом случайного самоопыления материнского растения, что могло произойти в результате

* Я поместил сообщение о случае м-ра Коу в «Gardeners' Chronicle», 1858, стр. 829. См. также о другом случае там же, стр. 845. [См. этот том, стр. 635—637].

** См. у м-ра Ирли (W. Earley, «Nature», 1872, стр. 242), который подтверждает это же самое. Однако один раз он видел, что пчелы посещали цветки, и сделал предположение, что в этом случае последние должны были опылиться перекрестно.

несовершенной кастрации. Но растения, которые по окраске своих цветков напоминали отцовский сорт (Пэйнтед Леди), были сохранены, а семена собраны. В ближайшее лето из этих семян было выращено много растений, и обычно они походили на своего деда, т. е. на сорт Пэйнтед Леди, но большинство их имело крылья венчика с темнокрасными полосами и окраской; немногие же имели бледно-пурпурные крылья с флагом более темномалиновой окраски, чем это свойственно сорту Пэйнтед Леди, так что они образовали новый подсорт. Среди этих растений появилось одно единственное растение, имевшее пурпурные цветки, такие же, как у бабушки, но с лепестками венчика, имевшими легкую полосатость более светлой окраски; это растение было выброшено. От названных растений снова были собраны семена, и полученные таким путем сеянцы все еще походили на сорт Пэйнтед Леди, т. е. на прадеда, но теперь они сильно варьировали; окраска флага варьировала от бледной до темнокрасной, причем в немногих случаях флаг имел белую пятнистость, а окраска крыльев венчика варьировала от почти белой до пурпурной, причем киль у всех цветков был почти белый.

Так как этого рода изменчивости нельзя обнаружить у растений, выращенных из семян, родительские растения которых росли в течение многих следовавших друг за другом поколений в непосредственной близости друг от друга, то мы можем сделать вывод, что они не могли скреститься между собой. Что изредка случается, — это то, что в ряду растений, выведенных из семян одного сорта, появляется другой сорт, чистый по своим признакам; например, в длинном ряду Багряных сортов (семена которых тщательно собирались с Багряных для этого опыта) появились два Пурпурных и один — Пэйнтед Леди. Семена с этих трех аберрантных растений были сохранены и посеяны на отдельных грядах. Сеянцы обоих Пурпурных были, главным образом, Пурпурные, но с некоторым количеством растений Пэйнтед Леди и Багряных. Сеянцы аберрантного сорта Пэйнтед Леди были, главным образом, типа Пэйнтед Леди с некоторым числом Багряных. Каждый сорт, каково бы ни было его происхождение, вполне сохранял все свои признаки, и при этом не было полосатости или пятнистости в окраске, как это наблюдалось у описанных ранее растений, происходивших от скрещивания. Однако часто продается другой сорт, который имеет темнопурпурную полосатость и пятнистость; этот сорт происходит, вероятно, от перекрестного опыления, так как я нашел, так же как и м-р Мастерс, что этот сорт отнюдь не передавал в чистоте своих признаков по наследству.

Из приведенных выше фактов мы можем заключить, что сорта душистого горошка у нас в Англии скрещиваются редко, либо никогда не скрещиваются между собой, и это в высшей степени замечательный факт, если принять во внимание: во-первых, общее строение цветка; во-вторых, большое количество образуемой пыльцы, намного большее, чем это требуется для самоопыления; в-третьих, то, что изредка эти цветки посещаются насекомыми. То, что насекомые иногда могут и не опылить перекрестно цветки, понятно, так как я трижды наблюдал, как шмели двух видов, так же как и медоносные пчелы, сосали нектар, не опуская при этом лепестки киля таким образом, чтобы выставлялись пыльники и рыльце; по этой причине эти насекомые не оказывали никакого действия на опыление цветков. Одна из этих пчел, именно *Bombus lapidarius*,[40] сидела на одной стороне у основания флага и вводила свой хоботок под единственную свободную тычинку, как я после убедился в этом, открывая цветок и находя эту тычинку приподнятой. Пчелы вынуждены действовать таким образом в силу того, что щель тычиночной трубки плотно закрыта широким перепончатым краем единственной тычинки, а также и потому, что тычиночная трубка не имеет отверстий для выхода нектара. С другой стороны, у трех британских видов *Lathyrus*, исследованных мною, и у близкого рода Vicia имеются два отверстия для выхода нектара. Поэтому вполне

возможно, что британские пчелы могли находиться в затруднении, как им действовать в случае с душистым горошком. Я должен добавить, что тычиночная трубка другого экзотического вида, *Lathyrus grandiflorus*, не имеет отверстий для выхода нектара, и этот вид редко завязывал бобы в моем саду, если только крылья венчика не передвигались вверх и вниз совершенно таким образом, как это должны делать пчелы; в этом случае бобы обыкновенно образовывались, но по какой-то причине после опадали. Один из моих сыновей поймал бирючинного бражника в момент, когда тот посещал цветки душистого горошка, но это насекомое не опускало вниз крылья венчика и киль. С другой стороны, я видел в одном случае медоносных пчел и в двух или трех случаях *Megachile willughbiella* в момент опускания ими киля, и у этих пчел нижняя сторона тела была густо покрыта пыльцой, и они, таким образом, не могли не переносить пыльцу с одного цветка на рыльце другого. Почему в таком случае сорта иногда не скрещиваются друг с другом, хотя это должно было бы происходить не часто, поскольку насекомые редко действуют таким способом, при котором обеспечивается опыление? Этот факт, повидимому, не может объясняться тем, что цветки в очень молодом возрасте подвергаются самоопылению, так как, несмотря на то, что нектар иногда выделяется и пыльца пристает к липкому рыльцу до того, как цветки вполне распустятся, в пяти молодых цветках, которые были мною исследованы, пыльцевые трубки не прорастали. Какова бы ни была причина, мы можем сделать вывод, что в Англии сорта никогда не скрещиваются друг с другом, либо скрещиваются очень редко. Но отсюда не следует, что они не будут опыляться перекрестно при помощи других, более крупных насекомых у себя на родине, которой в ботанических работах считаются юг Европы и Ост-Индия. В согласии с этим я написал профессору Дельпино, во Флоренцию, и он сообщил мне, что «там садоводы твердо убеждены в том, что сорта скрещиваются между собой и что они не могут быть сохранены в чистоте, если их не высевать отдельно».

Из предыдущих фактов также следует, что некоторые сорта душистого горошка должны были размножаться в Англии путем самоопыления в течение очень многих поколений, с тех пор как появлялся каждый новый сорт. По аналогии с растениями Mimulus и Ipomoea, которые самоопылялись в течение многих поколений, и на основании опытов, произведенных ранее с обыкновенным горохом, который находится почти в таком же положении, как и душистый горошек, мне казалось очень мало вероятным, чтобы перекрестное опыление между особями одного и того же сорта оказывало благоприятное действие на потомство. По этой причине этого рода перекрестное опыление не было испытано, о чем в настоящее время я сожалею. Но некоторое количество цветков Пэйнтед Леди, кастрированных в ранней стадии, было опылено пыльцой, взятой от Пурпурного душистого горошка; следует вспомнить, что эти сорта ничем не отличаются друг от друга за исключением окраски своих цветков. Скрещивание было явно успешным, хотя было получено только два семени, на что указывало то обстоятельство, что два этих сеянца, когда они зацвели, сильно напоминали своего отца — Пурпурный душистый горошек, за исключением того, что они были несколько светлее окрашены и киль их венчика имел легкую полосатость бледнопурпурной окраски. Одновременно от того же самого материнского растения, именно — Пэйнтед Леди, были сохранены семена цветков, самоопылившихся естественным путем под сеткой. К несчастью, эти семена не проросли на песке в одно и то же время с перекрестноопыленными семенами, так что их нельзя было посадить одновременно. Одно из двух перекрестноопыленных семян в проросшем состоянии было посажено в горшок I, в который четырьмя днями раньше было посажено самоопыленное семя в таком же самом состоянии; таким образом, последний сеянец имел большое преимущество перед перекрестноопыленным. Другое перекрестноопыленное семя

было посажено в горшок II на два дня ранее самоопыленного, так что здесь перекрестноопыленный сеянец имел значительное преимущество перед самоопыленным. Но у этого перекрестноопыленного сеянца верхушка была объедена слизнем, и в результате этого на протяжении некоторого времени самоопыленное растение вполне его превосходило. Тем не менее, я оставил это растение, и его конституциональная сила была столь велика, что в конечном счете оно превзошло своего неповрежденного самоопыленного соперника. Когда все четыре растения почти вполне выросли, они были измерены, как здесь показано:

Таблица LIV

Lathyrus odoratus

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	80	$64^4/_8$
II	$78^4/_8$	63
Сумма высот в дюймах	158,5	127,5

Два перекрестноопыленных растения имели здесь в среднем в высоту 79,25 дюйма, а два самоопыленных — 63,75 дюйма, что составляет отношение 100 : 80. Шесть цветков на этих двух перекрестноопыленных растениях были взаимно опылены пыльцой другого растения, и полученные этим путем шесть бобов содержали в среднем по 6 семян с максимальным числом 7 в одном из них. Восемнадцать опылившихся естественным путем бобов от Пэйнтед Леди, которая, как уже говорилось раньше, без сомнения, самоопылялась в течение многих предыдущих поколений, содержали в среднем всего 3,93 семени на один боб с максимальным числом 5 в одном из них; таким образом, число семян в перекрестноопыленных бобах относилось к числу семян в самоопыленных, как 100 : 65. Однако самоопыленные семена имели почти такой же вес, как и семена из перекрестноопыленных бобов. Из этих двух порций семян были выращены растения следующего поколения.

Растения второго поколения. — Многие из только что упомянутых самоопыленных семян проросли на песке раньше, чем какое-либо из перекрестноопыленных семян, и были выброшены. Как только я получил равные по сроку прорастания пары, они были посажены на противоположных сторонах двух больших горшков, которые содержались в оранжерее. Полученные таким образом сеянцы были внуками сорта Пэйнтед Леди, который был первоначально опылен сортом Пурпурный. Когда обе порции имели в высоту от 4 до 6 дюймов, между ними не было никакой разницы. Заметной разницы не наблюдалось и в период их цветения. Когда они вполне выросли, они были измерены, как показано в таблице [LV, стр. 391].

Средняя высота шести перекрестноопыленных растений равна здесь 62,91 дюйма, а средняя высота шести самоопыленных — 55,31 дюйма, что дает отношение 100 : 88. По плодовитости между обеими группами растений не наблюда-

лось большой разницы, так как перекрестноопыленные растения образовали в оранжерее тридцать пять бобов, а самоопыленные — тридцать два.

От самоопыленных цветков этих обеих групп растений были собраны семена для того, чтобы установить, унаследуют ли полученные вышеописанным образом

Таблица LV

Lathyrus odoratus (второе поколение)

№ горшка	Сеянцы растений, перекрестноопылявшихся в течение двух предыдущих поколений	Сеянцы растений, самоопылявшихся в течение многих предыдущих поколений
	Дюймы	Дюймы
I	$72^4/_8$	$57^4/_8$
	71	67
	$52^2/_8$	$56^2/_8$
II	$81^4/_8$	$66^2/_8$
	$45^2/_8$	$38^7/_8$
	55	46
Сумма высот в дюймах	377,50	331,86

семена какую-либо разницу по высоте и мощности. Поэтому должно быть понятно, что обе группы в следующем опыте являются по своему происхождению растениями самоопыленными, но что в одной группе растения являлись детьми растений, которые перекрестно опылялись в течение двух предыдущих поколений, а до этого самоопылялись в продолжение многих поколений, и что в другой порции они являлись детьми растений, которые не опылялись перекрестно в течение очень большого числа предшествующих поколений. Семена проросли на песке и были посажены парами на противоположных сторонах четырех горшков. Когда они вполне выросли, они были измерены, причем были получены следующие результаты [см. табл. LVI, стр. 392].

Средняя высота семи самоопыленных растений, потомков перекрестноопылявшихся растений, равна 71,57 дюйма, а средняя высота семи самоопыленных растений, потомков самоопылявшихся растений, равна 64,57, что дает отношение 100 : 90. Самоопыленные растения от самоопылявшихся растений образовали значительно больше бобов — именно тридцать шесть — по сравнению с самоопыленными растениями, полученными от перекрестноопылявшихся, так как эти растения дали всего тридцать один боб.

Небольшое число семян из этих же самых двух порций было посажено по противоположным углам большого ящика, в котором долго росла Brugmansia и в котором земля была настолько истощена, что семена *Ipomoea purpurea* едва стали бы расти; однако два растения душистого горошка, которые были выращены, обнаружили пышное развитие. В течение долгого времени самоопыленное растение от самоопыленного в предшествующем поколении растения одерживало верх над самоопыленным растением, полученным от перекрестно опылявшегося;

первое зацвело раньше и одно время имело в высоту $77^1/_2$ дюйма, в то время как второе имело в высоту всего $68^1/_2$ дюйма, но в конце концов растение, происходившее от предшествующего перекрестного опыления, обнаружило свое превосходство и достигло высоты в $108^1/_2$ дюйма, в то время как другое имело в высоту лишь

ТАБЛИЦА LVI

Lathyrus odoratus

№ горшка	Семена от самоопыления перекрестноопыленных растений	Семена от самоопыления самоопыленных растений
	Дюймы	Дюймы
I	72	65
	72	$61^4/_8$
II	58	64
	68	$68^2/_8$
	$72^4/_8$	$56^4/_8$
III	81	$60^2/_8$
IV	$77^4/_8$	$76^4/_8$
Сумма высот в дюймах	501	452

95 дюймов. Я высеял также некоторое количество семян из этих же самых двух порций в бедную почву в тенистом месте в заросли кустарника. Здесь опять самоопыленные растения, происшедшие от растений, самоопылявшихся в течение долгого времени, значительно превосходили по высоте растения, происходившие от перекрестноопылявшихся прежде растений; это можно, вероятно, приписать как в настоящем, так и в предшествующем случае тому, что эти семена прорастали значительно быстрее, чем семена от перекрестноопыленных растений, но к концу сезона наиболее высокое из самоопыленных растений, происшедших от перекрестноопылявшихся, имело здесь в высоту 30 дюймов, в то время как наиболее высокое из самоопыленных растений, происшедших от самоопылявшихся, имело в высоту $29^3/_8$ дюйма.

Из различных изложенных сейчас фактов мы видим, что растения, полученные от скрещивания между двумя разновидностями душистого горошка, которые не отличаются друг от друга ничем другим, кроме окраски цветов, значительно превосходят по высоте потомство самоопыленных растений как в первом, так и во втором поколениях. Перекрестноопыленные растения передают также свое превосходство в отношении высоты и мощности своему самоопыленному потомству.

Pisum sativum

Обыкновенный горох вполне плодовит, когда его цветки защищены от посещения насекомых; я установил это на двух или трех различных сортах, так же как и д-р Огл, установивший это на другом сорте. Но цветки гороха точно так же приспособлены и к перекрестному опылению; м-р Фаррер подробно перечисляет * следующие пункты: «Открытый цветок выставляется в наиболее привлекательном и удобном для насекомых положении; флаг бросается в глаза; крылья венчика образуют место для посадки насекомого; крылья прикреплены к килю таким образом, что предмет, надавливающий на крылья, должен опускать вниз киль; тычиночная трубка заключает нектар и дает при помощи своей частично свободной тычинки, с отверстиями с каждой стороны у ее основания, открытый проход насекомому, ищущему нектар; влажная и клейкая пыльца, помещенная как раз там, где она должна выметаться из верхушки киля навстречу входящему насекомому; прочный эластичный столбик, расположенный таким образом, что при давлении на киль он должен выталкиваться из него кверху; волоски на столбике расположены только на той его стороне, на которой есть место для пыльцы, и в таком направлении, чтобы выметать ее, и рыльце расположено таким образом, чтобы встречать входящее насекомое, — все эти особенности становятся коррелятивно связанными частями одного сложно выработанного механизма, если мы сделаем предположение, что опыление этих цветков осуществляется путем переноса пыльцы с одного цветка на другой». Несмотря на эти ясно выраженные приспособления к перекрестному опылению, сорта, культивировавшиеся в продолжение очень многих последовательных поколений в непосредственной близости друг от друга, хотя они и цветут в одно и то же время, остаются чистыми. В другом месте** я привел данные по этому вопросу и, если бы это потребовалось, мог бы привести и еще большее количество их. Едва ли может быть сомнение в том, что некоторые из сортов Найта, которые первоначально были получены путем искусственного скрещивания и отличались большой мощностью, существовали, по меньшей мере, в течение шестидесяти лет и в продолжение всех этих лет самоопылялись, ибо если бы дело обстояло иначе, они не сохранились бы в чистоте, так как различные сорта выращиваются обычно вблизи друг от друга. Однако большинство имеет более короткий срок существования, и это, быть может, отчасти является следствием слабости их конституции, обусловленной самоопылением в течение продолжительного срока.

Удивительно, если принять во внимание, что цветки гороха выделяют много нектара и дают много пыльцы, насколько редко они посещаются насекомыми как в Англии, так, согласно указанию Г. Мюллера, и в Северной Германии. Я наблюдал за цветами гороха в течение последних тридцати лет и за все это время видел только три раза работающих над цветками гороха пчел соответствующего вида (одна из них была *Bombus muscorum*),[41] т. е. таких, которые были достаточно сильны, чтобы опустить киль таким образом, при котором нижняя поверхность их тела была бы осыпана пыльцой. Эти пчелы посетили многие цветки и едва ли могли не опылить их перекрестно. Медоносные пчелы и другие мелкие виды иногда собирают пыльцу со старых и уже опыленных цветков, но это можно не принимать в расчет. Редкость посещений пчелами, осуществляющими опыление этого экзотического растения, является, по моему мнению, главной причиной того, что сорта так редко опыляются перекрестно. То, что перекрестное опыление изредка

* Farrer, «Nature», окт. 10, 1872, стр. 479. Г. Мюллер дает подробное описание цветков (H. Müller, «Befruchtung» etc., стр. 247).

** «Variation of Animals and Plants under Domestication», гл. IX, 2-е изд., т. I, стр. 348. [См. настоящее издание, том 4].

имеет место, как этого следовало ожидать на основании только что сказанного, явствует из описанных случаев непосредственного действия пыльцы одного сорта на семенную кожуру другого. * [42] Покойный м-р Мастерс, который уделял особое внимание выведению новых сортов гороха, был убежден, что некоторые из них произошли от случайных скрещиваний. Но так как подобные скрещивания редки, то старые сорта должны не часто портиться этим путем, в особенности потому, что растения, отклоняющиеся от надлежащего типа, обыкновенно выбрасываются теми, кто собирает семена для продажи. Имеется и иная причина, которая, вероятно, способствует тому, что перекрестное опыление происходит редко, именно ранний возраст, в котором начинают прорастать пыльцевые трубки. Мною было исследовано восемь не вполне распустившихся цветков, и в семи из них пыльцевые трубки были в таком проросшем состоянии; однако они еще не проникли в рыльце. Хотя цветки гороха в Англии, так же как и в Северной Германии, и посещает столь малое количество насекомых, и хотя пыльники открываются здесь ненормально рано, отсюда не следует, что этот вид у себя на родине должен находиться в таком же положении.

Вследствие того, что сорта самоопылялись в течение многих поколений, и того, что они подвергались в каждом поколении действию почти одних и тех же условий (как это будет объяснено в одной из последующих глав), я не ожидал, что скрещивание между двумя такими растениями одного сорта окажет благоприятное действие на потомство; при постановке опыта это и оказалось. В 1867 году я изолировал несколько растений гороха Ранний Император, который в то время не являлся очень новым сортом, так что он должен был быть уже размножаем путем самоопыления, по меньшей мере, на протяжении двенадцати поколений. Несколько цветков было перекрестно опылено пыльцой другого растения, росшего в этом же самом ряду, а остальным была предоставлена возможность самоопыляться под сеткой. Обе порции семян, полученных таким образом, были посеяны на противоположных сторонах двух больших горшков, но всего четыре пары взошли одновременно. Горшки содержались в оранжерее. Сеянцы обеих порций, когда они имели в высоту от 6 до 7 дюймов, были равны. Когда они почти выросли, они были измерены; результаты измерения представлены в следующей таблице:

Таблица LVII

Pisum sativum

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	35	$29^6/_8$
II	$31^4/_8$	51
	35	45
	37	33
Сумма высот в дюймах	138,50	158,75

* «Var. under Domestication», гл. XI, 2-е изд., т. I, стр. 428. [См. настоящее издание, том 4.]

Средняя высота четырех перекрестноопыленных растений равна здесь 34,62 дюйма, а средняя высота четырех самоопыленных растений — 39,68 дюйма, что дает отношение 100 : 115. Таким образом, перекрестноопыленные растения не только далеко не превосходили самоопыленные, но, наоборот, были вполне превзойдены ими.[43]

Не может быть сомнения в том, что результат должен был бы получиться совершенно отличный, если бы были перекрестно опылены какие-либо два сорта из того бесчисленного их количества, какое существует. Несмотря на то, что оба сорта подвергались самоопылению, каждый из них почти наверное должен был обладать своей особой конституцией, и эта степень дифференциации должна была бы быть достаточной для того, чтобы сделать скрещивание в высшей степени благотворным. Я говорил так уверенно о благоприятном эффекте, который должен возникнуть от скрещивания каких-либо двух сортов гороха, на основании следующих фактов. Эндрью Найт, говоря о результатах реципрокного скрещивания очень высокого и низкого сортов, замечает: * «Я имел в этом опыте замечательный пример стимулирующего действия скрещивания рас [breeds], так как наиболее низкий сорт, высота которого редко превосходила 2 фута, возрос до высоты в 6 футов, в то время как высота крупного и пышно развитого уменьшилась очень мало». Недавно м-р Лакстон произвел многочисленные скрещивания, и все поражались мощностью и пышностью развития новых сортов, которые он вывел таким образом и впоследствии закрепил путем отбора. Он дал мне зерновой горох, полученный от скрещивания между четырьмя различными сортами, и выведенные таким образом растения были необычайно сильными, будучи каждый раз на один-два, даже три фута выше, чем родительские формы, которые были одновременно выращены бок о бок. Но так как я не измерил их действительной высоты, то я не могу привести точного соотношения высот, но оно должно было составлять, по меньшей мере, 100 : 75. Сходный опыт был впоследствии произведен с двумя горохами от другого скрещивания, и результат был почти один и тот же. Так, например, сеянец от скрещивания между сортом Клен и Пурпурно-стручковым горохом был посажен в бедную почву и вырос до необычайной высоты в 116 дюймов, в то время как наиболее высокое растение среди обоих родительских сортов, именно растение Пурпурно-стручкового гороха, имело всего 70 дюймов в высоту, что дает отношение 100 : 60.

Sarothamnus scoparius

Пчелы беспрестанно посещают цветки обыкновенного ракитника, и последние посредством любопытного механизма приспособлены к перекрестному опылению. Когда пчела садится на крылья венчика молодого цветка, киль слегка приоткрывается, и выскакивают короткие тычинки, которые оставляют свою пыльцу на брюшке пчелы. Если довольно старый цветок посещается в первый раз (или если пчела оказывает большое давление на более молодой цветок), киль открывается вдоль всей своей длины, и более длинные, так же как и более короткие, тычинки вместе с сильно удлиненным согнутым столбиком стремительно выскакивают наружу. Приплюснутая ложкообразная вершина пестика остается в течение некоторого времени на спинке пчелы и оставляет на последней ту нагрузку пыльцы, которой она была снабжена. Как только пчела улетит, пестик мгновенно закручивается таким образом, что поверхность рыльца перевертывается и принимает положение, при котором оно должно тереться о брюшко другой пчелы, посетившей тот же самый цветок. Таким образом, когда пестик первый раз выскакивает из киля,

* Knight, «Philosophical Transactions», 1799, стр. 200.

рыльце трется о спинку пчелы, обсыпанную пыльцой из длинных тычинок из того же самого или из другого цветка, а затем — о нижнюю поверхность пчелы, осыпанную пыльцой из более коротких тычинок, которая часто высыпается на один или два дня раньше, чем высыпается пыльца из более длинных тычинок.* Благодаря этому механизму перекрестное опыление становится почти неизбежным, и мы очень скоро увидим, что пыльца от другого растения более эффективна, чем пыльца из того же самого цветка. Я должен еще лишь прибавить, что, согласно Г. Мюллеру, цветки не выделяют нектара, и он думает, что пчелы запускают свои хоботки только потому, что надеются найти нектар, но они действуют этим способом так часто и в течение столь продолжительного времени, что я не могу не считать. что они добывают внутри цветков что-то вкусное.

Если воспрепятствовать посещению пчел и если цветки пе ударяются ветром о какой-либо предмет, то киль никогда не открывается, так что тычинки и пестик остаются скрытыми. Растения, защищенные таким образом, приносят очень мало бобов по сравнению с количеством бобов, которое образуют соседние непокрытые кусты, а иногда и вовсе не образуют ни одного боба. Я опылил небольшое число цветков на растении, росшем почти в природных условиях, пыльцой от другого растения, росшего бок о бок, и четыре скрещенных коробочки содержали в среднем по 9,2 семени. Это большое число семян, без сомнения, было обусловлено тем, что куст был покрыт и, таким образом, не истощен образованием многих бобов, так как пятьдесят бобов, собранных со смежного растения, цветки которого были опылены пчелами, содержали в среднем всего по 7,14 семени. Девяносто три боба, самоопыленных естественным путем на большом кусте, который был покрыт, но который сильно колебался ветром, содержали в среднем по 2,93 семени. Из этих девяноста трех бобов десять наилучших принесли в среднем по 4,30 семени, т. е. менее половины среднего числа семян четырех искусственно перекрестноопыленных бобов. Отношение 7,14 : 2,93, или 100 : 41, является, вероятно, наиболее правильным для числа семян на один боб, полученных в результате естественного перекрестного опыления цветков и естественного их самоопыления. Перекрестноопыленные семена, по сравнению с равным числом семян, самоопыленных естественным путем, были тяжелее в отношении 100 : 88. Мы видим, таким образом, что, кроме того, что цветки имеют механические приспособления для перекрестного опыления, они становятся намного более продуктивными при опылении пыльцой с другого растения, чем при опылении своей собственной пыльцой.

Восемь пар вышеупомянутых перекрестноопыленных и самоопыленных семян, после того как они проросли на песке, были посажены (в 1867 году) на противоположных сторонах двух больших горшков. Когда некоторые из сеянцев имели полтора дюйма в высоту, заметной разницы между обеими группами не было. Но даже в этом раннем возрасте листья самоопыленных сеянцев, по сравнению с перекрестноопыленными сеянцами, были меньше и имели не столь яркозеленый цвет. Горшки содержались в оранжерее, и так как растения в следующую весну (в 1868 г.) выглядели нездоровыми и выросли лишь немного, то они были прикопаны, оставаясь в своих горшках, в открытый грунт. Все растения сильно пострадали от внезапной перемены, в особенности самоопыленные, и два из последних отмерли. Оставшиеся были измерены, и я привожу результаты этих измерений в нижеследующей таблице [LVIII], так как ни у одного другого вида я не наблюдал столь большой разницы между перекрестноопыленными и самоопыленными сеянцами в столь раннем возрасте.

* Эти наблюдения цитируются в сокращенной форме у Генсло (G. Henslow, «Journal of Linn. Soc. Bot.», т. IX, 1866, стр. 358). Г. Мюллер опубликовал с тех пор полное и превосходное сообщение о цветке в своем труде (H. Müller, «Befruchtung» etc., стр. 240).

Шесть перекрестноопыленных растений имеют здесь в среднем 2,91 дюйма в высоту, а шесть самоопыленных — 1,33 дюйма, так что первые больше чем вдвое превосходили по высоте последние, именно в отношении 100 : 46.

Таблица LVIII

Sarothamnus scoparius (очень молодые растения)

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$4^4/_8$	$2^4/_8$
	6	$1^4/_8$
	2	1
II	2	$1^4/_8$
	$2^4/_8$	1
	$0^4/_8$	$0^4/_8$
Сумма высот в дюймах	17,5	8,0

Весной следующего года (1869) три перекрестноопыленных растения в горшке I выросли примерно до высоты в 1 фут, и они настолько сильно заглушили три маленьких самоопыленных растения, что два из последних погибли, а третье, имевшее в высоту всего полтора дюйма, находилось в состоянии отмирания. Следует напомнить, что эти растения были прикопаны на гряде в горшках, так что они подвергались очень жестокой конкуренции. Этот горшок был теперь выброшен.

Шесть растений в горшке II были все живыми. Одно из самоопыленных растений было на дюйм с четвертью выше, чем какое-либо из перекрестноопыленных растений, но два других самоопыленных растения находились в очень жалком состоянии. Поэтому я решил предоставить этим растениям возможность бороться друг с другом за существование в течение нескольких лет. Осенью этого же самого года (1869) самоопыленное растение, которое одержало верх, было превзойдено. Результаты измерения показаны в следующей таблице [LIX]:

Таблица LIX

Горшок I. — *Sarothamnus scoparius*

Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
Дюймы	Дюймы
$15^6/_8$	$13^1/_8$
$9^6/_8$	3
$8^2/_8$	$2^4/_8$

Эти же самые растения были снова измерены осенью следующего 1870 года [табл. LX]:

ТАБЛИЦА LX

Горшок II. — *Sarothamnus scoparius*

Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
Дюймы	Дюймы
$26^2/_8$	$14^2/_8$
$16^4/_8$	$11^4/_8$
14	$9^6/_8$
56,75	35,50

Три перекрестноопыленных растения имели теперь в высоту 18,91 дюйма, а три самоопыленных — 11,83 дюйма, что составляет отношение 100 : 63. Три перекрестноопыленных растения в горшке I, как было показано уже, настолько сильно превзошли три самоопыленных, что какое-либо сравнение между ними было излишним.

Зима 1870/71 года была суровой. Весной три перекрестноопыленных растения в горшке II не имели даже слабых повреждений верхушек побегов, в то время как все три самоопыленных растения были убиты морозом на половину своей высоты, считая от верхушек, и это показывает, насколько они были более нежными. В результате ни одно из последних растений во время последующего лета 1871 года не принесло ни одного цветка, в то время как все три перекрестноопыленных растения цвели.

Ononis minutissima

Это растение, семена которого были присланы мне из Северной Италии, образует, помимо обычных мотыльковых цветков, мелкие несовершенные закрытые или клейстогамные цветки, которые никогда не могут быть опылены перекрестно, но являются высоко самофертильными. Некоторые из совершенных цветков были перекрестно опылены пыльцой другого растения, и полученные этим путем шесть бобов дали в среднем по 3,66 семени, с максимальным числом 5 в одном. Двенадцать совершенных цветков были помечены, и им была предоставлена возможность естественного самоопыления под сеткой; они дали восемь бобов, содержавших в среднем по 2,38 семени, с максимальным числом 3 в одном из них. Таким образом, перекрестноопыленные и самоопыленные бобы, полученные из совершенных цветков, принесли семена в отношении 100 к 65. Пятьдесят три боба, которые были образованы клейстогамными цветками, содержали в среднем по 4,1 семени, так что последние цветки являлись наиболее продуктивными из всех, и сами семена имели лучший вид, чем даже семена из перекрестноопыленных, совершенных цветков.

Семенам из перекрестноопыленных совершенных цветков и из самоопыленных клейстогамных была предоставлена возможность прорастать на песке; к сожалению, только две пары проросли в одно и то же время. Эти пары были посажены на противоположных сторонах одного и того же горшка, который находился в оран-

жерее. Летом того же самого года, когда сеянцы имели около $4^1/_2$ дюйма в высоту, обе группы растений были равны. Осенью следующего года (1868) два перекрестноопыленных растения были в точности одной высоты, а именно $11^4/_8$ дюйма, а два самоопыленных растения имели в высоту $12^6/_8$ и $7^2/_8$ дюйма; таким образом, одно из самоопыленных растений значительно превосходило по высоте все другие. Осенью 1869 года два перекрестноопыленных растения получили превосходство их высота составляла $16^4/_8$ и $15^1/_8$ дюйма, в то время как высота двух самоопыленных растений была равна $14^5/_8$ и $11^4/_8$ дюйма.

Осенью 1870 года высота растений была следующая [табл. LXI]:

Таблица LXI

Ononis minutissima

Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
Дюймы	Дюймы
$20^3/_8$	$17^4/_8$
$19^2/_8$	$17^2/_8$
39,63	34,75

Таким образом, средняя высота двух перекрестноопыленных растений была равна 19,81 дюйма, а средняя высота двух самоопыленных—17,37 дюйма, что дает отношение 100 : 88. Следует напомнить, что обе группы первоначально были равны по высоте, что одно из самоопыленных растений обнаруживало затем превосходство и что под конец остались победителями два перекрестноопыленных растения.

Общий итог по Leguminosae. — Опыты производились с шестью родами этого семейства, и полученные результаты замечательны в некоторых отношениях. Перекрестноопыленные растения двух видов Lupinus заметным образом превосходили самоопыленные растения по высоте и плодовитости, а в том случае, когда они росли при очень неблагоприятных условиях,— по мощности. Многоцветковая фасоль (*Phaseolus multiflorus*) частично стерильна, если предотвратить посещение пчелами, и есть основание думать, что сорта, растущие близко друг от друга, скрещиваются между собой. Однако пять перекрестноопыленных растений превосходили по высоте пять самоопыленных лишь немного. *Phaseolus vulgaris* вполне самофертильна; тем не менее, сорта, растущие в одном и том же году, иногда скрещиваются между собой в широких размерах. С другой стороны, сорта *Lathyrus odoratus*, повидимому, никогда не скрещиваются друг с другом у нас в стране [Англии], и, несмотря на то, что цветки [*Lathyrus odoratus*] не часто посещаются насекомыми, способными осуществлять опыление, я не могу найти объяснения этому факту, особенно потому, что существует мнение, что сорта скрещиваются между собой в Северной Италии. Растения, выведенные путем скрещивания двух сортов, различавшихся между собой лишь окраской цветков, выросли до значительно бо́льших размеров и были при неблагоприятных условиях более мощными, чем самоопыленные растения; будучи самоопылены, они передавали также

свое превосходство по наследству своему потомству. Многие сорта обыкновенного гороха (*Pisum sativum*), несмотря на то, что растут в непосредственной близости друг от друга, скрещиваются между собой очень редко, и это, повидимому, объясняется редкостью посещения их в Англии пчелами, достаточно сильными для того, чтобы осуществить перекрестное опыление. Скрещивание между самоопыленными особями одного и того же сорта не приносит какой-либо пользы потомству, в то время как скрещивание между разными сортами, хотя и близко родственными, приносит большую пользу, чему мы имеем превосходные доказательства. Цветки ракитника (Sarothamnus) являются почти стерильными в том случае, если их не тревожить и если не допускать к ним насекомых. Пыльца от другого растения является более эффективной в отношении образования семян, чем пыльца из того же самого цветка. Перекрестноопыленные сеянцы имеют огромное превосходство перед самоопыленными в том случае, когда они растут вместе в условиях сильной конкуренции друг с другом. Наконец, было выращено только четыре растения Ononis minutissima, но так как за последними велось наблюдение в течение всего их роста, то превосходство перекрестноопыленных растений над самоопыленными можно считать, по моему мнению, вполне достоверным.

XV. ONAGRACEAE

Clarkia elegans

Вследствие того, что вегетационный период в 1867 году был очень неблагоприятным, немногие из цветков, которые я опылил, образовали коробочки; двенадцать перекрестноопыленных цветков образовали всего четыре, а восемнадцать самоопыленных дали всего одну коробочку. Семена после прорастания на песке были посажены в три горшка, но в одном из них все самоопыленные растения отмерли. Когда обе группы растений имели в высоту от 4 до 5 дюймов, перекрестноопыленные растения начали обнаруживать небольшое превосходство над самоопыленными. Когда растения находились в полном цвету, они были измерены со следующими результатами [табл. LXII]:

Таблица LXII

Clarkia elegans

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$40^{4}/_{8}$	33
	35	24
	25	23
II	$33^{4}/_{8}$	$30^{4}/_{8}$
Сумма высот в дюймах	134,0	110,5

Средняя высота четырех перекрестноопыленных растений равна 33,5 дюйма, а средняя высота четырех самоопыленных растений — 27,62 дюйма, что дает отношение 100 : 82. Перекрестноопыленные растения образовали все вместе 105, а самоопыленные — 63 коробочки, что дает отношение 100 : 60. В обоих горшках самоопыленное растение зацветало раньше, чем какое-либо из перекрестноопыленных.

XVI. LOASACEAE

Bartonia aurea[44]

Несколько цветков подвергалось обычным образом перекрестному опылению и самоопылению в течение двух сезонов, но так как я вырастил в первом случае всего две пары, то результаты обоих опытов представлены вместе.

В обоих случаях перекрестноопыленные коробочки содержали несколько больше семян, чем самоопыленные. В первый год, когда растения были примерно около 7 дюймов в высоту, самоопыленные являлись наиболее высокими, а во второй год наиболее высокими были перекрестноопыленные. Когда обе группы были в полном цвету, они были измерены, и результаты этих измерений представлены в таблице [LXIII]:

Таблица LXIII

Bartonia aurea

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	31	37
II	$18^{4}/_{8}$	$20^{4}/_{8}$
III	$19^{4}/_{8}$	$40^{4}/_{8}$
IV	25 36	35 $15^{4}/_{8}$
V	31 16	18 $11^{4}/_{8}$
VI	20	$32^{4}/_{8}$
Сумма высот в дюймах	197,0	210,5

Средняя высота восьми перекрестноопыленных растений составляет 24,62 дюйма, а средняя высота восьми самоопыленных — 26,31 дюйма, что дает отношение 100 : 107. Таким образом, самоопыленные растения имели решительное

превосходство над перекрестноопыленными. Но растения по какой-то причине никогда не росли хорошо и под конец стали настолько нездоровыми, что всего три перекрестноопыленных и три самоопыленных растения дожили до образования коробочек, и последние были малочисленны. Обе группы растений, повидимому, были почти в одинаковой степени бесплодны.

XVII. PASSIFLORACEAE

Passiflora gracilis

Этот однолетний вид образует естественным путем многочисленные плоды в отсутствии насекомых и ведет себя в этом отношении весьма отлично от большинства других видов этого рода,[45] которые являются в высшей степени стерильными, если они не опылены пыльцой другого растения. * Четырнадцать плодов от перекрестноопыленных цветков содержали в среднем по 24,14 семени. Четырнадцать плодов (два плохо развитых были выброшены), самоопылившихся естественным путем под сеткой, содержали в среднем по 20,58 семени на плод, что дает отношение 100 : 85. Эти семена были посажены по противоположным сторонам трех горшков, но лишь две пары взошли в одно и то же время; и поэтому составить правильное суждение нет возможности.

Таблица LXIV

Passiflora gracilis

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	56	38
II	42	64
Сумма высот в дюймах	98	102

Средняя высота двух перекрестноопыленных растений равна 49 дюймам, а средняя высота двух самоопыленных — 51 дюйму, что дает отношение 100 : 104.

XVIII. UMBELLIFERAE

Apium petroselinum[46]

Зонтичные протерандричны и едва ли могут избежать перекрестного опыления при посредстве многих мух и мелких перепончатокрылых, посещающих их цветки. ** Растение обыкновенной петрушки было покрыт осеткой, и оно, по всей видимости, образовало такое же количество и столь же совершенных самоопы-

* «Variation of Animals and Plants under Domestication», гл. XVII, 2-е изд., т. II, стр. 118 [См. настоящее издание, том 4].

** H. Müller, «Befruchtung» etc., стр. 96. Согласно М. Мустель (по Godron, «De l'Espèce», т. II, стр. 58, 1859), растущие рядом сорта моркови легко скрещиваются друг с другом.

лившихся естественным путем плодов или семян, как и расположенные в непосредственной близости непокрытые растения. Цветки последних посещались столь многочисленными насекомыми, что должны были получать пыльцу друг от друга. Часть семян из этих двух порций была оставлена на песке, но почти все самоопыленные семена проросли раньше остальных, так что я был вынужден их все выбросить. Оставшиеся семена были затем посеяны на противоположных сторонах четырех горшков. Сначала самоопыленные сеянцы были в большей части горшков немного выше, чем сеянцы от естественного перекрестного опыления, и это, без сомнения, было следствием того, что самоопыленные семена проросли первыми. Но осенью все растения были настолько равны, что, казалось, не стоило их измерять. В двух горшках они были совершенно равными; в третьем, если и была какая-либо разница, то она была в пользу перекрестноопыленных растений, и еще более ясно эта разница была заметна в четвертом горшке. Но ни одна сторона не обнаружила существенного превосходства над другой, так что по высоте обе группы относились друг к другу, как 100 : 100.

XIX. DIPSACEAE

Scabiosa atro-purpurea

Цветки, являющиеся протерандричными, были опылены в неблагоприятный сезон 1867 года, вследствие чего я получил мало семян, особенно из самоопыленных головок, которые были чрезвычайно стерильны. Перекрестноопыленные и самоопыленные растения, выращенные из этих семян, были измерены до того как они вполне расцвели, и результаты этих измерений представлены в таблице [LXV]:

Таблица LXV

Scabiosa atro-purpurea

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	14	20
II	15	$14^4/_8$
III	21 $18^4/_8$	14 13
Сумма высот в дюймах	68,5	61,5

Четыре перекрестноопыленных растения имели в среднем 17,12 дюйма, а четыре самоопыленных — 15,37 дюйма, что дает отношение 100 : 90. Одно из самоопыленных растений в горшке III было случайно погублено, и партнер его с противоположной стороны был выдернут; таким образом, в то время, когда растения

были снова измерены до верхушек своих цветков, их было всего по три с каждой стороны; перекрестноопыленные имели теперь в высоту 32,83 дюйма, а самоопыленные — 30,16 дюйма, что дает отношение 100 : 92.

XX. COMPOSITAE

Lactuca sativa

Три растения салата * (сорт Great London Cos) росли в моем саду в непосредственной близости друг от друга; одно было покрыто сеткой и дало самоопыленные семена; двум другим была предоставлена возможность естественного перекрестного опыления при помощи насекомых; но вегетационный период 1867 года был неблагоприятным, и я не получил большого количества семян. В горшке I было выращено всего одно перекрестноопыленное и одно самоопыленное растение, и результаты их измерения даны в приводимой здесь таблице [LXVI]. Цветки на

Таблица LXVI

Lactuca sativa

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	27	21 4/8
Первое поколение, посаженное в открытый грунт	25	20
II	29 4/8	24
	17 4/8	10
Второе поколение, посаженное в открытый грунт	12 4/8	11
III	14	9 4/8
Второе поколение, содержавшееся в горшках	10 4/8	0
Сумма высот в дюймах	136	96

* Сложноцветные хорошо приспособлены к перекрестному опылению, но владелец питомника, на которого я могу положиться, сообщил мне, что он имел обыкновение высевать по нескольку сортов салата близко друг от друга в целях получения семян, и никогда не наблюдал, чтобы они опылялись перекрестно. Невероятно, чтобы все сорта, которые культивировались таким образом, поблизости друг от друга, цвели в разное время, но два сорта, которые я выбрал случайно и посеял поблизости друг от друга, не цвели в одно и то же время, и мой опыт не удался. [47]

этом одном самоопыленном растении были снова самоопылены под сеткой пыльцой не из того же самого цветка, а из других цветков той же самой головки.[48] Цветки на двух перекрестноопыленных растениях были оставлены для перекрестного опыления насекомыми, однако я способствовал процессу перекрестного опыления, перенося изредка некоторое количество пыльцы с одного растения на другое. Эти две группы семян после их прорастания на песке были посажены парами на противоположных сторонах горшков II и III, которые сначала содержались в оранжерее, а затем были выставлены под открытое небо. Растения были измерены в то время, когда находились в полном цвету. Поэтому приведенная выше таблица включает растения, относящиеся к двум поколениям. Когда сеянцы двух групп имели всего 5—6 дюймов в высоту, они были равны. В горшке III одно из самоопыленных растений отмерло до цветения, как это происходило и в других столь многочисленных случаях.

Средняя высота семи перекрестноопыленных растений равна 19,43 дюйма, а средняя высота шести самоопыленных — 16 дюймам, что дает отношение 100 : 82.

XXI. CAMPANULACEAE

Specularia speculum

У очень близкого к Specularia рода Campanula, в который первоначально и включали Specularia, пыльники высыпают свою пыльцу в ранний период, и последняя пристает к собирающим волоскам, которые окружают пестик под рыльцем, так что без какой-либо механической помощи цветки не могут быть опылены. Например, я покрывал растение *Campanula carpathica*, и оно не образовывало ни одной коробочки, в то время как окружающие непокрытые растения образовывали семена в изобилии. С другой стороны, упоминаемый вид Specularia завязывает, повидимому, такое же количество коробочек в покрытом состоянии, как и в том случае, когда он оставляется доступным для посещения двукрылых, которые, по моим наблюдениям, являются единственными насекомыми, посещающими его цветки. * Я не установил, содержали ли перекрестноопыленные естественным путем и самоопыленные естественным путем коробочки одинаковое число семян, но сравнение перекрестноопыленных искусственным путем и таким же образом самоопыленных цветков показало, что первые, вероятно, являются более продуктивными. Повидимому, это растение способно образовывать большое количество самоопыленных коробочек благодаря тому обстоятельству, что лепестки на ночь, так же как и во время холодной погоды, закрываются. Во время акта закрывания края лепестков загибаются, и их выступающие внутрь срединные жилки проходят в этот момент между щелями рыльца и, совершая такое движение, сталкивают пыльцу с наружной стороны пестика на поверхности рылец. **[49]

Двадцать цветков я опылил их собственной пыльцой, но вследствие неблагоприятного сезона образовалось всего шесть коробочек; они содержали в среднем по 21,7 семени, с максимальным числом 48 в одной из них. Четырнадцать цветков были перекрестно опылены пыльцой другого растения и образовали двенадцать коробочек, содержавших в среднем по 30 семян, с максимальным числом 57

* Давно уже было известно, что другой вид этого рода — *Specularia perfoliata* образует как клейстогамные, так и совершенные цветки, причем первые, само собой разумеется, являются самофертильными.

** М-р Михэн недавно показал (Mr. Meehan, «Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia», май 16, 1876, стр. 84), что закрывание цветков *Claytonia virginica* и *Ranunculus bulbosus* в ночное время вызывает их самоопыление.

в одной из них; таким образом, перекрестноопыленные семена относились к самоопыленным, собранным из равного числа коробочек, как 100 : 72. Первые были также тяжелее, чем равное число самоопыленных семян, в отношении 100 : 86. Таким образом, будем ли мы судить по числу коробочек, образованных одинаковым числом цветков, или по среднему числу содержащихся семян, или по наибольшему числу семян в одной из коробочек, или по их весу, — мы увидим, что перекрестное опыление дает большое преимущество по сравнению с самоопылением. Две порции семян были посеяны на противоположных сторонах четырех горшков, но сеянцы не были в достаточной мере прорежены. Измерено было лишь наиболее высокое растение каждой стороны, когда оно вполне выросло. Результаты измерений приведены в нижеследующей таблице [LXVII]. Во всех четырех горшках перекрестноопыленные растения цвели первыми. Когда сеянцы имели в высоту всего около полутора дюйма, обе группы были равны.

Таблица LXVII

Specularia speculum

№ горшка	Наиболее высокое перекрестноопыленное растение в каждом горшке	Наиболее высокое самоопыленное растение в каждом горшке
	Дюймы	Дюймы
I	18	$15^{6}/_{8}$
II	17	19
III	$22^{1}/_{8}$	18
IV	20	23
Сумма высот в дюймах	77,13	75,75

Четыре наиболее высоких перекрестноопыленных растения имели в среднем в высоту 19,28 дюйма, а четыре наиболее высоких самоопыленных — 18,93 дюйма, что дает отношение 100 : 98. Таким образом, между двумя группами здесь не наблюдалось разницы в высоте, о которой стоило бы говорить; однако от перекрестного опыления, как мы видели, возникли другие крупные преимущества. Вследствие того, что растения выращивались в горшках и держались в оранжерее, ни одно из них не образовало коробочек.

Lobelia ramosa [50]

Сорт Снежинка

Тонко выработанные приспособления, обеспечивающие перекрестное опыление у этого рода, были описаны различными авторами. Пестик, медленно вырастая в длину, выталкивает пыльцу из соединенных друг с другом пыльников при помощи кольца щетинок; две лопасти рыльца в это время закрыты и неспо-

собны к опылению. Выталкиванию пыльцы способствуют также насекомые, которые трутся о мелкие щетинки, отходящие от пыльников. Вытолкнутая таким образом пыльца переносится насекомыми на более старые цветки, у которых рыльце пестика, уже свободно выдающегося в это время, открыто и готово к опылению. Я проверил значение ярко окрашенного венчика, срезав крупный нижний лепесток у нескольких цветков *Lobelia erinus*; эти цветки оставлялись без внимания медоносными пчелами, которые беспрерывно посещали другие цветки.*

Были получены: одна коробочка путем опыления цветка *L. ramosa* ** пыльцой от другого растения и две другие коробочки из искусственно самоопыленных цветков. Содержавшиеся в них семена были посеяны на противоположных сторонах четырех горшков. Некоторые из перекрестноопыленных сеянцев, которые взошли раньше других, пришлось выдернуть и выбросить. Пока растения были очень маленькими, между двумя группами не было большой разницы по высоте, но в горшке III самоопыленные растения в течение некоторого времени были наиболее высокими. Когда растения находились в полном цвету, наиболее крупное растение на каждой стороне каждого горшка было измерено, и результаты измерений показаны в приведенной здесь таблице [см. табл. LXVIII]. Во всех четырех горшках перекрестноопыленное растение цвело раньше, чем какое-либо из растений противоположной стороны.

Таблица LXVIII

Lobelia ramosa (первое поколение)

№ горшка	Наиболее высокое перекрестноопыленное растение в каждом горшке	Наиболее высокое самоопыленное растение в каждом горшке
	Дюймы	Дюймы
I	22 4/8	17 4/8
II	27 4/8	24
III	16 4/8	15
IV	22 4/8	17
Сумма высот в дюймах	89,0	73,5

* См. работы Гильдебранда и Дельпино. М-р Фаррер также дал замечательно ясное описание механизма, при посредстве которого осуществляется перекрестное опыление у этого рода (Farrer, «Annals and Mag. of Nat. Hist.», т. II, 4-я серия, 1868, стр. 260). У близкого рода Isotoma любопытное заострение, отходящее под прямым углом от пыльников и которое при сотрясении заставляет пыльцу падать на спинку входящего насекомого, повидимому, развилось из щетинки, подобной одной из тех, которые отходят от пыльников у некоторых или у всех видов Lobelia, как это описано м-ром Фаррером.

** Я принял для этого растения название, данное ему в «Gardeners' Chronicle», 1866. Проф. Т. Дайер, однако, сообщил мне, что это растение, вероятно, представляет собой белый сорт *L. tenuior* Р. Броуна, из Западной Австралии.

Четыре наиболее высоких перекрестноопыленных растения имели в среднем в высоту 22,25 дюйма, а четыре наиболее высоких самоопыленных — 18,37 дюйма, что дает отношение 100 : 82. Я был удивлен, когда нашел, что пыльники значительного количества этих самоопыленных растений не были соединены друг с другом и не содержали пыльцы, и даже пыльники очень небольшого числа перекрестноопыленных растений находились в таком же состоянии. Некоторое количество цветков перекрестноопыленных растений было снова опылено перекрестно, и, таким образом, были получены четыре коробочки, и некоторое количество цветков самоопыленных растений было снова самоопылено, причем этим путем было получено семь коробочек. Семена от обеих групп были взвешены, и было вычислено, что равное число коробочек должно было бы дать урожай семян по весу в отношении 100 для перекрестноопыленных коробочек и 60 для самоопыленных. Таким образом, цветки на перекрестноопыленных растениях, снова опыленные перекрестно, были более плодовиты, чем цветки на самоопыленных растениях, подвергнутые снова самоопылению.

Растения второго поколения. — Две вышеприведенные группы семян были помещены на влажный песок, и многие из перекрестноопыленных семян проросли, как и в последнем случае, ранее самоопыленных и были выброшены. Три или четыре пары, находившиеся в одной и той же стадии прорастания, были посажены на противоположных сторонах двух горшков; одна пара была посажена в третий горшок; все оставшиеся семена были густо посеяны в четвертый горшок. Когда сеянцы имели около полутора дюйма в высоту, они были равны на обеих сторонах в трех первых горшках; но в горшке IV, где они росли в тесноте и подвергались, таким образом, жестокой конкуренции, перекрестноопыленные растения были приблизительно на треть выше самоопыленных. Когда в этом последнем горшке перекрестноопыленные растения имели в среднем 5 дюймов в высоту, самоопыленные достигали примерно 4 дюймов; точно так же они далеко не имели такого прекрасного вида. Во всех четырех горшках перекрестноопыленные растения цвели на несколько дней раньше самоопыленных. Когда они находились в полном цвету, на каждой стороне было измерено по одному наиболее высокому растению; единственное перекрестноопыленное растение в горшке III, имевшее бóльшую высоту, чем соответствующее ему растение противоположной стороны, отмерло до этого времени и не было измерено. Таким образом, на каждой стороне трех горшков было измерено лишь по одному наиболее высокому растению (табл. LXIX):

Таблица LXIX

Lobelia ramosa (второе поколение)

№ горшка	Наиболее высокое перекрестноопыленное растение в каждом горшке	Наиболее высокое самоопыленное растение в каждом горшке
	Дюймы	Дюймы
I	$27^4/$	$18^4/_8$
II	21	$19^4/_8$
IV Густой посев	$21^4/_8$	19
Сумма высот в дюймах	70	57

Средняя высота трех наиболее высоких перекрестноопыленных растений равна здесь 23,33 дюйма, а средняя высота трех наиболее высоких самоопыленных — 19 дюймам, что дает отношение 100 к 81. Помимо этой разницы в высоте, перекрестноопыленные растения были значительно более мощными и сильнее разветвленными, чем самоопыленные, но, к сожалению, они не были взвешены.

Lobelia fulgens

Этот вид представляет несколько запутанный случай. В первом поколении самоопыленные растения, хотя их было незначительное число, сильно превосходили перекрестноопыленные по высоте, между тем как во втором поколении, когда опыт был поставлен в более широком масштабе, перекрестноопыленные растения одержали верх над самоопыленными. Так как этот вид обыкновенно размножается отводками, то сперва было выведено некоторое количество сеянцев для того, чтобы иметь отличные друг от друга растения. На одном из этих растений несколько цветков было опылено своей собственной пыльцой, и так как пыльца созревает и высыпается намного раньше, чем рыльце того же цветка готово к опылению, пришлось занумеровать каждый цветок и сохранить его пыльцу в бумаге под соответствующим номером. Благодаря этому приему для самоопыления применялась хорошо созревшая пыльца.

Несколько цветков на этом самом растении было перекрестно опылено пыльцой от другой особи, и для получения этой пыльцы соединенные вместе пыльники молодых цветков грубо сдавливались, а так как пыльца при нормальных условиях выталкивается весьма медленно вырастающим пестиком, то возможно, что применявшаяся мною пыльца была не совсем зрелой и, несомненно, менее зрелой, чем пыльца, применявшаяся для самоопыления. В то время я не подумал об этом источнике ошибки, но теперь я подозреваю, что рост перекрестноопыленных растений от этого пострадал. [51] Как бы то ни было, опыт был не вполне безупречным.

В противоречии с предположением, что применявшаяся при перекрестном опылении пыльца была не в столь хорошем состоянии, в каком находилась пыльца, употреблявшаяся при самоопылении, находится тот факт, что относительно большее число перекрестноопыленных цветков, по сравнению с самоопыленными, образовало коробочки; но заметной разницы в количестве семян, содержавшихся в коробочках обеих групп, не было. *

Так как семена, полученные вышеприведенными двумя способами, не проросли бы, если бы их оставить на голом песке, то они были посеяны на противоположных сторонах четырех горшков, но мне удалось вырастить в каждом горшке лишь одну единственную пару сеянцев одного и того же возраста. Самоопыленные сеянцы, когда они имели лишь немного дюймов в высоту, были в большинстве горшков выше, чем соответствующие им растения противоположной стороны, и они цвели во всех горшках на такой значительный срок раньше, что высоту цветущих стеблей можно было вполне сравнить лишь в горшках первом и втором.

* Гертнер показал, что некоторые растения *Lobelia fulgens* вполне стерильны при опылении пыльцой с того же самого растения, несмотря на то, что эта пыльца оказывается функционально способной при опылении ею других особей; но ни одно из растений, с которыми я вел опыты и которые содержались в оранжерее, не находилось в этом своеобразном состоянии.

ТАБЛИЦА LXX

Lobelia fulgens (первое поколение)

№ горшка	Высота цветочных стеблей перекрестноопыленных растений	Высота цветочных стеблей самоопыленных растений
	Дюймы	Дюймы
I	33	50
II	$36^4/_8$	$38^4/_8$
III	21 не в полном цвету	43
IV	12 не в полном цвету	$35^6/_8$

Средняя высота цветочных стеблей двух перекрестноопыленных растений в горшках I и II равна здесь 34,75 дюйма, а средняя высота двух самоопыленных растений в тех же самых горшках 44,25 дюйма, что дает отношение 100 : 127. Самоопыленные растения в горшках III и IV были во всех отношениях гораздо лучше перекрестноопыленных.

Я был настолько удивлен этим сильным превосходством самоопыленных растений над перекрестноопыленными, что решил испытать, как они будут вести себя в одном из горшков во время вторичного роста. Поэтому два растения в горшке I были срезаны и пересажены, не будучи потревожены, в значительно больший горшок. В следующем году самоопыленное растение обнаружило даже большее превосходство, чем раньше: два наиболее высоких цветочных стебля, образованных одним перекрестноопыленным растением, имели всего $29^4/_8$ и $30^1/_8$ дюйма в высоту, тогда как два наиболее высоких стебля на самоопыленных растениях имели в высоту $49^4/_8$ и $49^6/_8$ дюйма, что дает отношение 100 : 167. Если принять во внимание все эти факты, то не может остаться сомнения, что эти самоопыленные растения имели большое превосходство над перекрестноопыленными.

Перекрестно- и самоопыленные растения второго поколения. — Я решил в этом случае избежать ошибки, проистекающей от употребления пыльцы не вполне одинаковой зрелости для перекрестного опыления и самоопыления; таким образом, я выдавливал пыльцу из соединенных друг с другом пыльников молодых цветков для обеих операций.

Несколько цветков на перекрестноопыленном растении первого горшка в таблице LXX было снова опылено перекрестно пыльцой от другого растения. Несколько других цветков на самоопыленном растении в том же самом горшке было снова самоопылено пыльцой из пыльников других цветков *того же самого растения.* Поэтому степень самоопыления была не вполне столь близкой,

как в последнем поколении, в котором применялась пыльца из *того же самого цветка*, сохранявшаяся в бумаге. Эти две порции семян были негусто посеяны на противоположных сторонах девяти горшков; молодые сеянцы были прорежены, причем на обеих сторонах было оставлено одинаковое число их, по возможности, одного и того же возраста. Весной следующего (1870) года, когда сеянцы выросли до значительных размеров, они были измерены до верхушек своих листьев; двадцать три перекрестноопыленных растения имели в среднем в высоту 14,04 дюйма, в то время как двадцать три самоопыленных сеянца имели в среднем 13,54 дюйма, что дает отношение 100 : 96.

Летом этого же самого года некоторые из этих растений цвели, причем перекрестноопыленные и самоопыленные растения цвели почти одновременно и все цветочные стебли были измерены. Цветочные стебли, образованные одиннадцатью перекрестноопыленными растениями, имели в среднем 30,71 дюйма в высоту, а цветочные стебли девяти самоопыленных растений — 29,43 дюйма, что дает отношение 100 : 96.

Растения в этих девяти горшках, после того как они отцвели, были пересажены, не будучи потревожены, в значительно бо́льшие горшки, и в следующем, 1871 году все они обильно цвели, но они разрослись в столь перепутанную массу, что отдельных растений на каждой стороне горшка нельзя было больше различить. Таким образом, на каждой стороне горшка были измерены три или четыре наиболее высоких цветочных стебля, и измерения, данные в таблице LXXI [стр. 412], по-моему, являются более надежными, чем прежние, так как они более многочисленны и так как растения находились в хорошем состоянии и сильно росли.

Средняя высота тридцати четырех наиболее высоких цветочных стеблей на двадцати трех перекрестноопыленных растениях равна 29,82 дюйма, а средняя высота того же числа цветочных стеблей на одинаковом числе самоопыленных растений равна 27,10 дюйма, что дает отношение 100 : 91. Таким образом, перекрестноопыленные растения обнаруживали теперь решительное превосходство над соответствующими им самоопыленными растениями противоположной стороны.

XXII. POLEMONIACEAE

Nemophila insignis

Двенадцать цветков были опылены перекрестно пыльцой от другого растения, но образовали всего шесть коробочек, содержавших в среднем по 18,3 семени. Восемнадцать цветков были опылены своей собственной пыльцой и образовали десять коробочек, содержавших в среднем по 12,7 семени; таким образом, числа семян на одну коробочку относились друг к другу, как 100 : 69. * Перекрестноопыленные семена весили немного меньше, чем равное число самоопыленных семян — отношение 100 : 105, но это, несомненно, являлось следствием того, что некоторые из самоопыленных коробочек содержали очень мало семян и последние были намного крупнее остальных по той причине, что они лучше питались. Последующее сравнение числа семян у небольшого числа коробочек не показало столь большого превосходства на стороне перекрестноопыленных коробочек, как в настоящем случае.

* Известно, что некоторые виды Polemoniaceae являются протерандричными, но я не обратил внимания, как в этом отношении обстоит дело у Nemophila. Верло говорит (V e r l o t, «Des Variétés», 1865, стр. 66), что сорта, растущие поблизости друг от друга, опыляются перекрестно естественным путем.[52]

Таблица LXXI

Lobelia fulgens (второе поколение)

№ горшка	Перекрестноопыленные растения. Высота цветочного стебля	Самоопыленные растения. Высота цветочного стебля
	Дюймы	Дюймы
I	$27^{3}/_{8}$	$32^{3}/_{8}$
	26	$26^{3}/_{8}$
	$24^{3}/_{8}$	$25^{1}/_{8}$
	$24^{4}/_{8}$	$26^{2}/_{8}$
II	34	$36^{2}/_{8}$
	$26^{6}/_{8}$	$28^{6}/_{8}$
	$25^{1}/_{8}$	$30^{1}/_{8}$
	26	$32^{2}/_{8}$
III	$40^{4}/_{8}$	$30^{4}/_{8}$
	$37^{5}/_{8}$	$28^{2}/_{8}$
	$32^{1}/_{8}$	23
IV	$34^{5}/_{8}$	$29^{4}/_{8}$
	$32^{2}/_{8}$	$28^{3}/_{8}$
	$29^{3}/_{8}$	26
	$27^{1}/_{8}$	$25^{2}/_{8}$
V	$28^{1}/_{8}$	29
	27	$24^{6}/_{8}$
	$25^{3}/_{8}$	$23^{2}/_{8}$
	$24^{3}/_{8}$	24
VI	$33^{5}/_{8}$	$44^{2}/_{8}$
	32	$37^{6}/_{8}$
	$26^{1}/_{8}$	37
	25	35
VII	$30^{6}/_{8}$	$27^{2}/_{8}$
	$30^{3}/_{8}$	$19^{2}/_{8}$
	$29^{2}/_{8}$	21
VIII	$39^{3}/_{8}$	$23^{1}/_{8}$
	$37^{2}/_{8}$	$23^{4}/_{8}$
	36	$25^{4}/_{8}$
	36	$25^{1}/_{8}$
IX	$33^{3}/_{8}$	$19^{3}/_{8}$
	25	$16^{3}/_{8}$
	$25^{3}/_{8}$	19
	$21^{7}/_{8}$	$18^{6}/_{8}$
Сумма высот в дюймах	1014,00	921,63

Семена были помещены на песок и после прорастания были посажены парами на противоположных сторонах пяти горшков, которые содержались в оранжерее. Когда сеянцы были от 2 до 3 дюймов в высоту, большинство перекрестноопыленных слегка превосходило самоопыленные. Растения выращивались на тычинах, и, таким образом, выросли до значительной высоты. В четырех из пяти горшков перекрестноопыленное растение цвело раньше, чем какое-либо из самоопыленных. Растения сначала были измерены до верхушек их листьев до того, как они цвели и когда перекрестноопыленные имели меньше фута в высоту. Двенадцать перекрестноопыленных растений имели в среднем 11,1 дюйма в высоту, в то время как двенадцать самоопыленных не достигали и половины этой высоты, именно, они имели в среднем 5,45 дюйма, что дает отношение 100 : 49. Прежде чем растения выросли до своей полной высоты, два растения из числа самоопыленных отмерли, и так как я опасался, что это может случиться и с другими, то растения были снова измерены до верхушек своих стеблей, как это показано в таблице LXXII:

Таблица LXXII

Nemophila insignis; 0 *обозначает, что растение отмерло*

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$32^4/_8$	$21^2/_8$
II	$34^4/_8$	$23^5/_8$
III	$33^1/_8$	19
	$22^2/_8$	$7^2/_8$
	29	$17^4/_8$
IV	$35^4/_8$	$10^4/_8$
	$33^4/_8$	27
V	35	0
	38	$18^3/_8$
	36	$20^4/_8$
	$37^4/_8$	34
	$32^4/_8$	0
Сумма высот в дюймах	399,38	199,0

Двенадцать перекрестноопыленных растений имели теперь в среднем в высоту 33,28 дюйма, а десять самоопыленных — 19,9 дюйма, что дает отношение 100 : 60; таким образом, они отличались друг от друга несколько меньше, чем раньше.

Растения в горшках III и V были помещены под сетку в оранжерее; два из перекрестноопыленных растений в последнем горшке были выдернуты по причине отмирания двух растений из числа самоопыленных; таким образом, для естественного самоопыления было оставлено всего шесть перекрестноопыленных и шесть самоопыленных растений. Горшки были несколько малы, и растения не образовали большого количества коробочек.

Малые размеры самоопыленных растений в очень большой мере объясняют малое количество коробочек, которое они образовали. Шесть перекрестноопыленных растений принесли 105, а шесть самоопыленных всего 30 коробочек, что дает отношение 100 : 29.

Самоопыленные семена, полученные таким образом от перекрестноопыленных и самоопыленных растений, после прорастания на песке были посажены на противоположных сторонах четырех небольших горшков, и с ними поступали, как и прежде. Но многие из растений были болезненными, и их высота была столь неодинаковой — некоторые из растений на обеих сторонах были в 5 раз больше других, — что средние цифры, выведенные из измерений и представленные в таблице LXXIII, ни в какой степени не являются надежными. Тем не менее, я считал своей обязанностью привести их, поскольку они противоречат моим общим выводам.

Таблица LXXIII

Nemophila insignis

№ горшка	Самоопыленные растения, полученные от перекрестноопыленных	Самоопыленные растения, полученные от самоопыленных
	Дюймы	Дюймы
I	27	27 4/8
	14	34 2/8
II	17 6/8	23
	24 4/8	32
III	16	7
IV	5 3/8	7 2/8
	5 4/8	16
Сумма высот в дюймах	110,13	147,00

Семь самоопыленных растений, полученных от перекрестноопыленных растений, имеют здесь в среднем в высоту 15,73 дюйма, а семь самоопыленных, полученных от самоопыленных же, — 21 дюйм, что дает отношение 100 : 133. Строго аналогичные опыты с *Viola tricolor* и *Lathyrus odoratus* дали очень отличающийся результат.

XXIII. BORAGINACEAE

Borago officinalis

Это растение посещается бо́льшим числом пчел, чем почти любое из тех, которые я наблюдал. Оно является строго протерандричным (H. Müller, «Befruchtung» etc., стр. 267), и цветки его едва ли могут не подвергаться перекрестному опылению, но если этого не случится, то они способны в ограниченной степени к самоопылению, так как некоторое количество пыльцы долгое время остается внутри пыльников и способно попадать на зрелое рыльце. В 1863 году я изолировал растение и исследовал тридцать пять цветков, из которых лишь двенадцать дали семена, тогда как из тридцати пяти цветков на неизолированном растении, росшем тут же рядом, все, за исключением двух, принесли семена. Однако покрытое растение образовало в общей сложности двадцать пять семян, происшедших от естественного самоопыления, в то время как оставшееся открытым растение образовало пятьдесят пять семян, возникших, без сомнения, в результате перекрестного опыления.

В 1868 году восемнадцать цветков на изолированном растении были перекрестно опылены пыльцой с другого растения, но только семь из них образовали плоды, и я подозреваю, что я нанес пыльцу на многие рыльца до того, как они созрели. Эти плоды содержали в среднем по 2 семени, с наибольшим числом 3 в одном из них. Этим же самым растением было образовано двадцать четыре плода, самоопыленных естественным путем; последние содержали в среднем по 1,2 семени, с максимальным числом 2 в одном из них. Таким образом, плоды от цветков, перекрестно опыленных искусственно, принесли по сравнению с плодами цветков, самоопылившихся естественным путем, семена в отношении 100 : 60. Но самоопыленные семена, как это часто бывает в том случае, когда семян образуется небольшое количество, были тяжелее перекрестноопыленных в отношении 100 : 90.

Эти две порции семян были посеяны на противоположных сторонах двух больших горшков, но мне удалось вырастить только четыре пары растений одинакового возраста. Когда сеянцы на обеих сторонах имели приблизительно 8 дюймов в высоту, они были равны. Когда они находились в полном цвету, они были измерены, как показано [в таблице LXXIV]:

Таблица LXXIV

Borago officinalis

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	19	$13^4/_8$
	21	$18^6/_8$
	$16^4/_8$	$20^2/_8$
II	$26^2/_8$	$32^2/_8$
Сумма высот в дюймах	82,75	84,75

Средняя высота четырех перекрестноопыленных растений равна здесь 20,68 дюйма, а средняя высота четырех самоопыленных — 21,18 дюйма, что дает отношение 100 : 102. Самоопыленные растения, таким образом, немного превосходили перекрестноопыленные по высоте, но это всецело было обусловлено высоким ростом одного из самоопыленных растений. Перекрестноопыленные растения в обоих горшках цвели раньше самоопыленных. Поэтому я думаю, что если бы было выращено больше растений, то результаты были бы иные. Я сожалею, что не обратил специального внимания на плодовитость обеих групп растений.

XXIV. NOLANACEAE

Nolana prostrata[53]

В некоторых из цветков этого растения тычинки значительно короче пестика, в других — равны ему по длине. Поэтому я подозревал, но, как оказалось, ошибочно, что это растение диморфно, подобно Primula, Linum и др., и в 1862 году двенадцать растений, покрытых сеткой в оранжерее, были подвергнуты опыту. Опылившиеся естественным путем цветки принесли урожай семян в 64 грана, но сюда же включен и вес семян, полученных из четырнадцати искусственно перекрестноопыленных цветков, что ошибочно увеличивает вес самоопыленных семян. Девять непокрытых растений, цветки которых ревностно посещались пчелами из-за их пыльцы и, без сомнения, были перекрестно опылены последними, дали 79 гран семян; поэтому двенадцать растений, будучи подвергнуты действию таких же самых условий, должны были бы дать 105 гран. Таким образом, семена, образованные цветками одного и того же числа растений, перекрестно опыленных пчелами и самоопыленных естественным путем (однако сюда же включены семена четырнадцати искусственно опыленных перекрестно цветков), по весу относились друг к другу, как 100 : 61.

Летом 1867 года опыт был повторен; тридцать цветков были перекрестно опылены пыльцой другого растения и образовали двадцать семь коробочек, содержавших каждая по пяти семян. Тридцать два цветка были опылены своей собственной

Таблица LXXV

Nolana prostrata

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$8^4/_8$ $6^4/_8$	$4^2/_8$ $7^4/_8$
II	$10^4/_8$ 18	$14^4/_8$ 18
III	$20^2/_8$	$22^6/_8$
Сумма высот в дюймах	63,75	67,00

пыльцой и образовали всего шесть коробочек, каждая с пятью семенами. Таким образом, перекрестноопыленные и самоопыленные коробочки содержали одно и то же число семян, хотя перекрестноопыленными цветками было образовано много больше коробочек, чем самоопыленными, причем числовое отношение между теми и другими было равно 100 : 21.

Одинаковое число семян обеих порций было взвешено. Перекрестноопыленные семена по весу относились к самоопыленным, как 100 : 82. Следовательно, скрещивание увеличивает число образуемых коробочек и вес семян, но не число семян в каждой коробочке.

Эти две порции семян, после прорастания на песке, были посажены на противоположных сторонах трех горшков. Сеянцы, когда они имели в высоту от 6 до 7 дюймов, были равны. Растения были измерены, когда они вполне выросли, но их высоты были столь неодинаковы в разных горшках [табл. LXXV, стр. 416], что результату измерения вполне доверять нельзя.

Пять перекрестноопыленных растений имели в среднем в высоту 12,75 дюйма, а пять самоопыленных — 13,4 дюйма, что дает отношение 100 : 105.

ГЛАВА VI

SOLANACEAE, PRIMULACEAE, POLYGONEAE И ДР.

Petunia violacea, перекрестноопыленные и самоопыленные растения при сравнении на протяжении четырех поколений. — Действие скрещивания со свежей линией. — Однородная окраска цветков самоопыленных растений четвертого поколения. — *Nicotiana tabacum*, перекрестноопыленные и самоопыленные растения равной высоты. — Сильное действие скрещивания с другой подразновидностью на высоту, но не на плодовитость потомства. — *Cyclamen persicum*, перекрестноопыленные сеянцы значительно превосходят самоопыленные. — *Anagallis collina*. — *Primula veris*. — Равностолбчатая разновидность *Primula veris*, ее плодовитость, значительно увеличивающаяся при скрещивании со свежей линией. — *Fagopyrum esculentum*. — *Beta vulgaris*. — *Canna warscewiczi*, перекрестноопыленные и самоопыленные растения равной высоты. — *Zea mays*. — *Phalaris canariensis*.

XXV. SOLANACEAE

Petunia violacea

Темнопурпурная разновидность

Цветки этого растения у нас в Англии так редко в течение дня посещаются насекомыми, что я никогда не видел подобного случая, но мой садовник, на которого я могу полагаться, однажды видел несколько работавших шмелей. М-р Михэн говорит, * что в Соединенных штатах пчелы ради нектара продырявливают венчик, и добавляет, что «опыление петунии производится ночными бабочками».

Во Франции г. Нодэн после кастрации большого числа цветков в стадии бутона оставлял их доступными для посещения насекомыми, и около четверти растений образовало коробочки; ** но я убежден, что значительно большее относительное число цветков в моем саду перекрестно опыляется насекомыми, так как защищенные цветки, на рыльце которых наносилась их собственная пыльца, даже приблизительно не давали полного количества семян, тогда как растения, оставленные незащищенными, образовывали прекрасные коробочки, указывающие на то, что пыльца с других растений должна была быть перенесена на них, вероятно, ночными бабочками. Мощно растущие и цветущие в горшках в оранжерее растения никогда не образовали ни одной коробочки; это может быть приписано, по крайней мере в основном, устранению бабочек.[54]

* Meehan, «Proc. Acad. Nat. Sc. of Philadelphia», авг. 2, 1870, стр. 90. Профессор Гильдебранд также сообщил мне, что ночные бабочки, в особенности *Sphinx convolvuli*, в широкой мере посещают цветы [этого растения] в Германии. Так же дело обстоит, как я слышал от м-ра Боулгера, с ночными бабочками в Англии.

** Naudin, «Annales des Sc. Nat.», 4-я серия, Bot., т. IX, гл. 5.

Шесть цветков на растении, покрытом сеткой, были перекрестно опылены пыльцой другого растения и образовали шесть коробочек, содержавших по весу 4,44 грана семян. Шесть других цветков были опылены своей собственной пыльцой и образовали всего три коробочки, содержавшие только 1,49 грана семян. Из этого следует, что равное число перекрестноопыленных и самоопыленных коробочек должно было бы содержать семена в весовом отношении 100 : 67. Я не считал бы нужным приводить относительные количества такого малого числа коробочек, если бы примерно тот же самый результат не получил подтверждения в нескольких последующих опытах.

Семена двух групп были помещены на песок, и многие из самоопыленных семян проросли ранее перекрестноопыленных и были выброшены. Многие пары в одинаковом состоянии прорастания были посажены на противоположных сторонах горшков I и II, но измерены были лишь наиболее высокие на каждой стороне горшка. Семена были также густо посеяны на двух сторонах большого горшка (III), причем впоследствии сеянцы были прорежены, так что на каждой стороне было оставлено равное число их; три наиболее высоких на каждой стороне были измерены. Горшки содержались в оранжерее, и растения выращивались на тычинах. В течение некоторого времени молодые перекрестноопыленные растения не обнаруживали превосходства по высоте над самоопыленными; но их листья были крупнее. Когда растения достигли полного развития и зацвели, они были измерены [см. табл. LXXVI]:

Таблица LXXVI

Petunia violacea (первое поколение)

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	30	$20\frac{4}{8}$
II	$34\frac{4}{8}$	$27\frac{4}{8}$
III	34 $30\frac{4}{8}$ 25	$28\frac{4}{8}$ $27\frac{4}{8}$ 26
Сумма высот в дюймах	154	130

Пять наиболее высоких перекрестноопыленных растений имеют здесь в среднем 30,8, а пять наиболее высоких самоопыленных — 26 дюймов, что дает отношение 100 : 84.

Три коробочки были получены путем перекрестного опыления цветков на упомянутых выше перекрестноопыленных растениях, а три другие коробочки — путем самоопыления цветков самоопыленных растений. Одна из последних коробочек оказалась столь же хорошей, как и любая из перекрестноопыленных

коробочек; но остальные две содержали много несовершенных семян. Из этих двух групп семян были выращены растения следующего поколения.

Перекрестно- и самоопыленные растения второго поколения. — Как и в последнем поколении, многие из самоопыленных семян проросли ранее перекрестноопыленных. Семена, находившиеся в одинаковом состоянии прорастания, были посажены на противоположных сторонах трех горшков. Вскоре перекрестноопыленные сеянцы сильно превзошли по высоте сеянцы самоопыленные. В горшке I, когда наиболее высокое перекрестноопыленное растение имело в высоту $10^1/_2$ дюйма, наиболее высокое самоопыленное имело только $3^1/_2$ дюйма; в горшке II превосходство по высоте перекрестноопыленного отнюдь не было столь большим. Растения подвергались действию таких же условий, как и в последнем поколении, и, когда достигли полного развития, были измерены, как и прежде. В горшке III оба перекрестноопыленных растения были уничтожены в раннем возрасте каким-то животным, так что самоопыленные растения не имели конкурентов. Тем не менее, эти два самоопыленных растения были измерены и включены в приводимую таблицу LXXVII. Перекрестноопыленные растения зацвели задолго до самоопыленных растений противоположной стороны в горшках I и II и ранее растений, росших отдельно в горшке III.

Таблица LXXVII

Petunia violacea (второе поколение)

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$57^2/_8$	$13^4/_8$
	$36^2/_8$	8
II	$44^4/_8$	$33^2/_8$
	24	28
III	0	$46^2/_8$
	0	$28^4/_8$
Сумма высот в дюймах	162,0	157,5

Четыре перекрестноопыленных растения имеют в среднем в высоту 40,5, а шесть самоопыленных — 26,25 дюйма, что дает отношение 100 : 65. Но это большое неравенство отчасти является случайным, вследствие того, что некоторые из самоопыленных растений были очень низкими, а одно из перекрестноопыленных было очень высоким.

Двенадцать цветков этих перекрестноопыленных растений были снова опылены перекрестно, и было получено одиннадцать коробочек; из них было пять плохих, а шесть хороших; последние содержали по весу 3,75 грана семян. Двенадцать цветков самоопыленных растений были снова опылены своей собственной пыльцой и образовали не менее двенадцати коробочек; из них шесть наилучших содержали по весу 2,57 грана семян. Следует, однако, заметить, что эти последние

коробочки были образованы растениями горшка III, которые не находились в условиях конкуренции. Семена шести хороших перекрестноопыленных коробочек и семена шести наилучших самоопыленных коробочек относились друг к другу по весу, как 100 : 68. Из этих семян были выращены растения следующего поколения.

Перекрестно- и самоопыленные растения третьего поколения. — Указанные выше семена были помещены на песок и после прорастания были посажены парами на противоположных сторонах четырех горшков, а все остальные семена были густо посеяны на двух сторонах пятого большого горшка. Результат был изумителен, так как самоопыленные сеянцы в очень раннем возрасте превзошли перекрестноопыленные и одно время по высоте превосходили их почти вдвое. Вначале этот случай казался сходным с тем, который наблюдался у Mimulus, где после третьего поколения появилась высокая и очень самофертильная разновидность. Но так как в двух последующих поколениях перекрестноопыленные растения снова приобрели свое прежнее превосходство над самоопыленными, то этот случай нужно рассматривать, как аномалию. Единственное предположение, которое я могу сделать,—это то, что самоопыленные* семена были недостаточно вызревшие и вследствие этого образовали слабые растения, которые росли вначале ненормально быстро, как это случилось с сеянцами из недозревших самоопыленных семян Iberis. Когда перекрестноопыленные растения имели от 3 до 4 дюймов в высоту, шесть наилучших растений в четырех горшках были измерены до верхушек их стеблей; одновременно же были измерены и шесть наилучших самоопыленных растений. Результаты измерений представлены в нижеследующей таблице LXXVIII, и здесь можно видеть, что все самоопыленные

Таблица LXXVIII

Petunia violacea

(третье поколение; очень молодые растения)

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
	$1^{4}/_{8}$	$5^{6}/_{8}$
	1	$4^{4}/_{8}$
II	$5^{7}/_{8}$	$8^{3}/_{8}$
	$5^{6}/_{8}$	$6^{7}/_{8}$
III	4	$5^{5}/_{8}$
IV	$1^{4}/_{8}$	$5^{3}/_{8}$
Сумма высот в дюймах	19,63	36,50

* [У Дарвина опечатка, должно быть: перекрестноопыленные. См. ниже стр. 648].

растения превосходят по высоте соответствующие им растения противоположной стороны, тогда как при последующих измерениях превосходство самоопыленных зависело преимущественно от необычно большой высоты двух растений горшка II. Перекрестноопыленные растения имеют здесь в среднем высоту 3,27, а самоопыленные 6,08 дюйма, что дает отношение 100 : 186. Вполне взрослые растения были снова измерены. Результаты измерений приведены в таблице LXXIX:

Таблица LXXIX

Petunia violacea

(третье поколение; вполне взрослые растения)

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	41 4/8	40 6/8
	48	39
	36	48
II	36	47
	21	80 2/8
	36 2/8	86 2/8
III	52	46
IV	57	43 6/8
Сумма высот в дюймах	327,75	431,00

Восемь перекрестноопыленных растений имели теперь в среднем в высоту 40,96, а восемь самоопыленных растений — 53,87 дюйма, что дает отношение 100 : 131. Это превосходство зависело, как уже было сказано, от необычной высоты двух из самоопыленных растений горшка II. Поэтому самоопыленные растения несколько утратили свое прежнее значительное превосходство над перекрестноопыленными растениями. В трех горшках самоопыленные растения зацвели первыми, а в горшке III — одновременно с перекрестноопыленными.

Этот случай становится еще более странным потому, что перекрестноопыленные растения в пятом горшке (не включенном в две последние таблицы), в котором были густо посеяны все оставшиеся семена, были с самого начала лучше самоопыленных и имели более крупные листья. В тот период, когда два наиболее высоких перекрестноопыленных растения в этом горшке имели 6 4/8 и 4 5/8 дюйма в высоту, два наиболее высоких самоопыленных растения имели только 4 дюйма. Когда два перекрестноопыленных растения были высотой в 12 и 10 дюймов, два самоопыленных имели в высоту только 8 дюймов. Эти последние растения, точно так же, как и многие другие с той же стороны этого горшка, не выросли выше, тогда как многие из перекрестноопыленных растений достигли высоты двух футов! Вслед-

ствие этого значительного превосходства перекрестноопыленных растений в две последние таблицы не были включены растения ни той, ни другой стороны этого горшка.

Тридцать цветков перекрестноопыленных растений в горшках I и IV (таблица LXXIX) были снова опылены перекрестно и образовали семнадцать коробочек. Тридцать цветков самоопыленных растений в тех же двух горшках были снова самоопылены, но образовали лишь семь коробочек. Содержимое каждой коробочки обеих групп было помещено на отдельные часовые стекла, и на-глаз казалось, что семян перекрестноопыленных коробочек было, по крайней мере, вдвое больше, чем семян самоопыленных коробочек.

Для того чтобы убедиться, понизилась ли плодовитость самоопыленных растений вследствие того, что растения были самоопылены в течение трех предыдущих поколений, тридцать цветков на перекрестноопыленных растениях были опылены своей собственной пыльцой. Эти растения дали только пять коробочек, и семена их при помещении на отдельные часовые стекла не казались более многочисленными, чем семена коробочек самоопыленных растений, самоопыленных в четвертый раз. Таким образом, насколько можно было судить по такому небольшому числу коробочек, самофертильность самоопыленных растений не уменьшилась по сравнению с самофертильностью растений, которые опылялись перекрестно в течение трех предыдущих поколений. Следует, однако, вспомнить, что обе группы растений подвергались в каждом поколении действию почти совершенно одинаковых условий.

Семена от перекрестноопыленных растений, снова опыленных перекрестно, и от самоопыленных растений, снова самоопыленных, образованные растениями горшка I (таблица LXXIX), в котором три самоопыленных растения были в среднем лишь немного выше перекрестноопыленных, были использованы в следующем опыте. Они содержались отдельно от двух сходных групп семян, образованных двумя растениями в горшке IV той же таблицы, в котором перекрестноопыленное растение было значительно выше, чем соответствующее ему самоопыленное растение противоположной стороны.

Перекрестно- и самоопыленные растения четвертого поколения (*полученные от растений горшка I таблицы LXXIX*). — Перекрестноопыленные и самоопыленные семена от растений последнего поколения в горшке I таблицы LXXIX были помещены на песок, и после того, как они проросли, были посажены парами на противоположных сторонах четырех горшков. В момент полного цветения сеянцы были измерены до основания чашечки. Остальные семена были густо посеяны на двух сторонах горшка V, и четыре наиболее высоких растения на каждой стороне этого горшка были измерены тем же способом [см. табл. LXXX, стр. 424].

Пятнадцать перекрестноопыленных растений имеют в высоту в среднем 46,79, а четырнадцать (одно погибло) самоопыленных растений 32,39 дюйма, что дает отношение 100 : 69. Таким образом, перекрестноопыленные растения в этом поколении восстановили свое обычное превосходство над самоопыленными растениями, хотя родители последних в горшке I таблицы LXXIX были немного более высокими, чем соответствующие им перекрестноопыленные растения противоположной стороны.

Перекрестно- и самоопыленные растения четвертого поколения (*полученные от растений горшка IV таблицы LXXIX*). — Две сходные группы семян, полученные от растений горшка IV таблицы LXXIX, в котором единственное перекрестноопыленное растение было сначала более низким, но под конец опыта гораздо более высоким, чем соответствующее ему самоопыленное растение противоположной стороны, были поставлены в условия, во всех отношениях сходные с теми, в каких находились их братья того же самого поколения в последнем опыте.

В таблице LXXXI [стр. 425] мы имеем результаты измерений рассматриваемых растений. Хотя перекрестноопыленные растения по высоте значительно превосходили самоопыленные, все же в трех из пяти горшков самоопыленное растение зацвело ранее какого-либо из перекрестноопыленных, в четвертом горшке одновременно, а в пятом (именно в горшке II) перекрестноопыленное растение зацвело первым.

Таблица LXXX

Petunia violacea

(четвертое поколение, полученное от растений третьего поколения в горшке I, таблица LXXIX)

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$29^2/_8$	$30^2/_8$
	$36^2/_8$	$34^6/_8$
	49	$31^3/_8$
II	$33^3/_8$	$31^5/_8$
	$37^3/_8$	$38^2/_8$
	$56^4/_8$	$38^4/_8$
III	46	$45^1/_8$
	$67^2/_8$	45
	$54^3/_8$	$23^2/_8$
IV	$51^6/_8$	34
	$51^7/_8$	0
V Густой посев	$49^4/_8$	$22^3/_8$
	$46^3/_8$	$24^2/_8$
	40	$24^6/_8$
	53	30
Сумма высот в дюймах	701,88	453,50

Тринадцать перекрестноопыленных растений имеют здесь в среднем в высоту 44,74, а тринадцать самоопыленных растений 26,87 дюйма, что дает отношение 100 : 60. Перекрестноопыленные родители этих растений были гораздо более высокими по отношению к самоопыленным родителям, чем в последнем случае, и, повидимому, отчасти передали это превосходство своему перекрестноопыленному потомству. К сожалению, я не высадил эти растения в открытый грунт для того, чтобы наблюдать их относительную плодовитость, так как я сравнил пыльцу некоторых перекрестноопыленных и самоопыленных растений горшка I (таблица LXXXI), и оказалось, что существует заметная разница в ее состоянии: пыльца перекрестноопыленных растений почти не содержала плохих и пустых пыльцевых зерен, тогда как подобные пыльцевые зерна встречались в изобилии в пыльце самоопыленных растений.

Действие скрещивания со свежей линией. — Я достал из одного сада в Уэстерхеме, откуда первоначально были получены мои растения, новое растение, которое ни в каком отношении не отличалось от моих, за исключением окраски цветов, которая была превосходного пурпурного оттенка. Но это растение должно было находиться, по крайней мере в течение четырех поколений, в условиях, очень отличавшихся от тех, действию которых подвергались мои растения, так как последние росли в горшках в оранжерее. Восемь цветков на самоопыленных

Таблица LXXXI

Petunia violacea

(четвертое поколение, полученное от растений третьего поколения в горшке IV, таблица LXXIX)

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	46	$30^2/_8$
	46	28
II	$50^6/_8$	25
	$40^2/_8$	$31^3/_8$
	$37^3/_8$	$22^4/_8$
III	$54^2/_8$	$22^5/_8$
	$61^1/_8$	$26^6/_8$
	45	32
IV	30	$28^4/_8$
	$29^1/_8$	26
V	$37^4/_8$	$40^2/_8$
	63	$18^5/_8$
Густой посев	$41^2/_8$	$17^4/_8$
Сумма высот в дюймах	581,63	349,38

растениях (таблица LXXXI) последнего, или четвертого. самоопыленного поколения были опылены пыльцой этой свежей линии; все восемь образовали коробочки, которые вместе содержали по весу 5,01 грана семян. Растения, выращенные из этих семян, могут быть названы *скрещенными с Уэстерхемской линией.*

Восемь цветков на перекрестноопыленных растениях последнего, или четвертого, поколения (таблица LXXXI) были снова опылены пыльцой одного из перекрестноопыленных растений и образовали пять коробочек, содержавших по весу 2,07 грана семян. Растения, выращенные из этих семян, могут быть названы *перекрестноопыленными между собой*; они образуют пятое перекрестноопыленное между собой поколение.

Восемь цветков на самоопыленных растениях этого же самого поколения (таблица LXXXI) были снова самоопылены и образовали семь коробочек,

содержавших по весу 2,1 грана семян. *Самоопыленные* растения, выращенные из этих семян, образуют пятое самоопыленное поколение. Последние растения и перекрестноопыленные между собой растения сравнимы во всех отношениях с перекрестноопыленными и самоопыленными растениями четырех предыдущих поколений.

Из предшествующих данных легко вычислить, что:

	Вес семян в гранах
Десять опыленных пыльцой Уэстерхемской линии коробочек должны были бы содержать	6,26
Десять перекрестноопыленных между собой коробочек должны были бы содержать . . .	4,14
Десять самоопыленных коробочек должны были бы содержать	3,00

Таким образом, мы получаем следующие соотношения:

Семена опыленных пыльцой Уэстерхемской линии коробочек относятся по весу к семенам коробочек пятого самоопыленного поколения, как	100 : 48
Семена опыленных пыльцой Уэстерхемской линии коробочек относятся к семенам коробочек пятого перекрестноопыленного между собой поколения, как	100 : 66
Семена перекрестноопыленных между собой коробочек относятся к семенам коробочек, полученных от самоопыленных, как . . .	100 : 72

Таким образом, опыление пыльцой свежей линии сильно увеличивало продуктивность цветков на растениях, которые самоопылялись в течение четырех предыдущих поколений, по сравнению не только с цветками на тех же самых растениях, самоопыленных в пятый раз, но и с цветками на перекрестноопыленных растениях, опыленных в пятый раз пыльцой другого растения той же старой линии.

Эти три порции семян были помещены на песок и посажены в одинаковом состоянии прорастания в семь горшков, из которых каждый был разделен на три отделения с помощью трех поверхностных перегородок. Некоторое количество оставшихся семян, вне зависимости от того, находились ли они или не находились в состоянии прорастания, было густо посеяно в восьмой горшок. Горшки содержались в оранжерее, и растения выращивались на тычинах. В первый раз они были измерены до верхушек своих стеблей в момент начала цветения и двадцать два растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, имели тогда в среднем в высоту 25,51 дюйма, двадцать три перекрестноопыленных между собой растения — 30,38 и двадцать три самоопыленных растения — 23,40 дюйма. Таким образом, мы получаем следующие соотношения:

Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, относились по высоте к самоопыленным, как	100 : 91
Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, относились по высоте к перекрестноопыленным между собой, как	100 : 119
Перекрестноопыленные между собой растения относились по высоте к самоопыленным, как	100 : 77

Эти растения были снова измерены тогда, когда при случайном осмотре показалось, что их рост закончился. Но я ошибся в этом, так как после срезывания их я нашел, что верхушки стеблей растений, скрещенных с Уэстерхемской линией, все еще энергично росли, тогда как перекрестноопыленные между собой растения почти закончили свой рост, а самоопыленные закончили его вполне. Поэтому я не сомневаюсь в том, что если бы эти три группы растений были оставлены расти еще на один месяц, то соотношения получились бы несколько отличными от выведенных на основании измерений, приведенных в помещенной ниже таблице [см. табл. LXXXII, стр 428].

Двадцать одно растение, скрещенное с Уэстерхемской линией, имело теперь в среднем в высоту 50,05 дюйма, двадцать два перекрестноопыленных между собой растения — 54,11 дюйма и двадцать одно самоопыленное растение — 33,23 дюйма. Таким образом, мы получаем следующие соотношения:

Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, относились по высоте к самоопыленным, как	100 : 66
Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, относились по высоте к перекрестноопыленным между собой, как	100 : 108
Перекрестноопыленные между собой растения относились по высоте к самоопыленным, как	100 : 61

Мы видим здесь, что растения, скрещенные с Уэстерхемской линией (потомство растений, самоопылявшихся в течение четырех поколений, скрещенное со свежей линией), с тех пор, как были измерены в первый раз, сильно выиграли в высоте по отношению к растениям, самоопылявшимся на протяжении пяти поколений. В то время они относились друг к другу по высоте, как 100 : 91, а теперь — как 100 : 66. Перекрестноопыленные между собой растения (т. е. растения, которые опылялись перекрестно между собой на протяжении последних пяти поколений) равным образом превосходят по высоте самоопыленные растения, как это наблюдалось и во всех предыдущих поколениях, за исключением аномальных растений третьего поколения. С другой стороны, растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, были превзойдены по высоте растениями перекрестноопыленными между собой, и это является удивительным фактом, если судить на основании большинства других вполне аналогичных случаев. Но так как растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, все еще продолжали энергично расти, в то время как перекрестноопыленные между собой растения почти прекратили свой рост, то едва ли может быть сомнение в том, что, если бы их оставить расти еще на один месяц, то по высоте они превзошли бы перекрестноопыленные между собой растения. Ясно, что они одерживали над ними верх, так как при прежнем измерении они относились друг к другу по высоте как 100 : 119, а теперь — только как 100 : 108. Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, имели также листья более темнозеленого цвета и в целом выглядели более сильными, чем перекрестноопыленные между собой, и, что еще более важно, они образовали, как мы сейчас увидим, более тяжелые семенные коробочки. Таким образом, фактически потомство самоопыленных растений четвертого поколения, скрещенного со свежей линией, превосходило перекрестноопыленные между собой, так же как и самоопыленные растения пятого поколения; относительно последнего факта не могло быть ни малейшего сомнения.

Эти три группы растений были срезаны у самой поверхности почвы и взвешены. Двадцать одно растение, скрещенное с Уэстерхемской линией, весило

Таблица LXXXII

Petunia violacea

№ горшка	Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией (полученные от самоопыленных растений четвертого поколения, опыленных пыльцой свежей линии)	Перекрестноопыленные между собой растения (растения одной и той же линии, перекрестноопылявшиеся между собой в течение пяти поколений)	Самоопыленные растения (самоопылявшиеся в течение пяти поколений)
	Дюймы	Дюймы	Дюймы
I	$64^5/_8$ 24 $51^4/_8$	$57^2/_8$ 64 $58^6/_8$	$43^6/_8$ $56^3/_8$ $31^5/_8$
II	$48^7/_8$ $54^4/_8$ $58^1/_8$	$59^7/_8$ $58^2/_8$ 53	$41^5/_8$ $41^2/_8$ $18^2/_8$
III	62 $53^2/_8$ $62^7/_8$	$52^2/_8$ $54^6/_8$ $61^6/_8$	$46^6/_8$ 45 $19^4/_8$
IV	$44^4/_8$ $49^2/_8$ —	$58^7/_8$ $65^2/_8$ $59^6/_8$	$37^5/_8$ $33^2/_8$ $32^2/_8$
V	$43^1/_8$ $53^7/_8$ $53^2/_8$	$35^6/_8$ $34^6/_8$ $54^6/_8$	$41^6/_8$ $26^4/_8$ 0
VI	$37^4/_8$ 61 0	56 $63^5/_8$ $57^7/_8$	$46^4/_8$ $29^6/_8$ $14^4/_8$
VII	$59^6/_8$ $43^4/_8$ $50^5/_8$	51 $49^6/_8$ 0	43 $12^2/_8$ 0
VIII Густой посев	$37^7/_8$ $37^2/_8$	$38^5/_8$ $44^5/_8$	$21^6/_8$ $14^5/_8$
Сумма высот в дюймах	1051,25	1190,50	697,88

32 унции, двадцать два перекрестноопыленных между собой растения — 34 унции и двадцать одно самоопыленное растение — $7^1/_4$ унции. Помещенные ниже соотношения вычислены для равного числа растений каждого рода. Но так как самоопыленные растения только что начали завядать, то относительный вес их здесь слишком мал; а так как скрещенные с Уэстерхемской линией растения все еще продолжали энергично расти, то их относительный вес, если бы им было предоставлено время для дальнейшего роста, без сомнения, должен был бы сильно возрасти.

Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, относились по весу к самоопыленным, как	100 : 22
Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, относились по весу к перекрестноопыленным между собой, как	100 : 101
Перекрестноопыленные между собой растения относились по весу к самоопыленным, как	100 : 22,3

Здесь мы видим, что, если судить по весу, а не по высоте, то растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, и растения, перекрестноопыленные между собой, имеют огромное превосходство над самоопыленными. Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, уступают перекрестноопыленным между собой очень немного, но почти несомненно, что, если бы им была дана возможность продолжать расти в течение еще одного месяца, то первые вполне превзошли бы последние.

Так как я имел в изобилии семена тех же самых трех групп, из которых были выращены упоминавшиеся прежде растения, то эти семена были посеяны тремя длинными параллельными смежными рядами в открытом грунту для того, чтобы таким образом установить, получатся ли при этих условиях почти такие же самые результаты, что и прежде. Поздней осенью (13 ноября) из каждого ряда было тщательно отобрано по десяти наиболее высоких растений, и была измерена их высота. Результаты измерений были таковы [табл. LXXXIII].

Таблица LXXXIII

Petunia violacea

(растения, произрастающие в открытом грунту)

Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией (происходящие от самоопыленных растений четвертого поколения, скрещенного со свежей линией)	Перекрестноопыленные между собой растения (растения одной и той же линии, перекрестно опылявшиеся между собой в течение пяти поколений)	Самоопыленные растения (самоопылявшиеся в течение пяти поколений)
Дюймы	Дюймы	Дюймы
$34^2/_8$	38	$27^3/_8$
$36^2/_8$	$36^2/_8$	23
$35^2/_8$	$39^5/_8$	25
$32^4/_8$	37	$24^1/_8$
37	36	$22^4/_8$
$36^4/_8$	$41^3/_8$	$23^3/_8$
$40^7/_8$	$37^2/_8$	$21^5/_8$
$37^2/_8$	40	$23^4/_8$
$38^2/_8$	$41^2/_8$	$21^3/_8$
$38^5/_8$	36	$21^2/_8$
366,75	382,75	233,13

Десять растений, скрещенных с Уэстерхемской линией, имеют здесь в среднем в высоту 36,67 дюйма, десять перекрестноопыленных между собой растений — 38,27 дюйма и десять самоопыленных — 23,31 дюйма. Эти три группы растений также были взвешены; растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, весили 28 унций, перекрестноопыленные между собой — 41 унцию и самоопыленные — 14,75 унции. Таким образом, мы получаем следующие соотношения:

Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, относились по высоте к самоопыленным, как	100 : 63
Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, относились по весу к самоопыленным, как	100 : 53
Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, относились по высоте к перекрестноопыленным между собой, как	100 : 104
Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, относились по весу к перекрестноопыленным между собой, как	100 : 146
Перекрестноопыленные между собой растения относились по высоте к самоопыленным, как	100 : 61
Перекрестноопыленные между собой растения относились по весу к самоопыленным, как	100 : 36

Здесь относительная высота трех групп приблизительно та же (в пределах трех или четырех процентов), что и у растений в горшках. По весу здесь наблюдается значительно бо́льшая разница: растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, превосходят самоопыленные намного меньше, чем превосходили их раньше; но, как уже было указано, самоопыленные растения в горшках слегка подвяли и были, следовательно, ненормально легкими. Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, уступают здесь по весу перекрестноопыленным между собой растениям в значительно более высокой степени, чем в горшках; это, повидимому, произошло оттого, что они менее ветвились, так как проросли в большом числе и были, следовательно, более скучены. Их листья были более светло-зеленого цвета, чем листья перекрестноопыленных между собой и самоопыленных растений.

Относительная плодовитость трех групп растений. — Ни одно из растений в горшках в оранжерее не образовало ни одной коробочки, и это может быть приписано, главным образом, устранению ночных бабочек. Следовательно, о плодовитости трех групп можно было судить лишь на основании плодовитости росших на открытом воздухе растений, которые вследствие того, что были оставлены незащищенными, были, вероятно, опылены перекрестно. Растения в трех рядах были в точности одного и того же возраста и подвергались действию совершенно одинаковых условий, так что различие в их плодовитости должно быть приписано различию в их происхождении — именно тому, что одна группа произошла от растений, самоопылявшихся в течение четырех поколений, а затем скрещенных со свежей линией; далее, тому, что вторая группа произошла от растений одной и той же старой линии, перекрестно опылявшихся между собой в течение пяти поколений, наконец, тому, что третья группа произошла от растений, самоопылявшихся в течение пяти поколений. Все коробочки от десяти наилучших растений в каждом из трех рядов, для которых уже были приведены результаты измерений высоты и веса, были собраны, сосчитаны и взвешены, причем некоторые из коробочек были почти зрелыми, а другие — лишь наполовину выросшими. Перекрестно-

опыленные между собой растения, как мы видели, были более высокими и значительно более тяжелыми, чем растения двух других групп, и они образовали большее число коробочек, чем даже растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, и это может быть приписано тому, что последние росли более скученно и были вследствие этого менее разветвлены. Следовательно, средний вес равного числа коробочек от каждой группы растений является, повидимому, наилучшим масштабом для сравнения, так как их вес определяется, главным образом, числом содержащихся семян. Так как перекрестноопыленные между собой растения были выше и тяжелее, чем растения двух других групп, то можно было ожидать, что они образуют наилучшие или наиболее тяжелые коробочки, но в действительности оказалось далеко не так.

Десять наиболее высоких растений, скрещенных с Уэстерхемской линией, образовали 111 зрелых и незрелых коробочек, весивших 121,2 грана. Поэтому 100 таких коробочек весили бы 109,18 грана.

Десять наиболее высоких перекрестноопыленных между собой растений образовали 129 коробочек, весивших 76,45 грана. Поэтому 100 таких коробочек весили бы 59,26 грана.

Десять наиболее высоких самоопыленных растений образовали только 44 коробочки, весившие 22,35 грана. Поэтому 100 таких коробочек весили бы 50,79 грана.

На основании этих данных мы получаем следующие соотношения для плодовитости трех групп, выведенные из относительного веса равного числа коробочек от наилучших растений каждой группы:

Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, относились к самоопыленным растениям, как	100 : 46
Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, относились к перекрестноопыленным между собой растениям, как	100 : 54
Перекрестноопыленные между собой растения относились к самоопыленным растениям, как	100 : 86

Мы видим здесь, насколько сильно было влияние перекрестного опыления пыльцой свежей линии на плодовитость растений, самоопылявшихся в течение четырех поколений, по сравнению с растениями старой линии, в том случае, когда они либо перекрестно опылялись между собой, либо самоопылялись в течение пяти поколений; цветки на всех этих растениях оставлялись для свободного опыления насекомыми или для естественного самоопыления. Растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, были также значительно более высокими и тяжелыми, чем самоопыленные, как в горшках, так и в открытом грунту, но они были менее высокими и тяжелыми, чем перекрестноопыленные между собой растения. Этот последний результат, однако, был бы, несомненно, обратным, если бы растениям была предоставлена возможность расти еще один месяц, так как растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, все еще энергично росли, тогда как перекрестноопыленные между собой почти перестали расти. Этот случай напоминает нам несколько аналогичный случай с Eschscholtzia, когда растения, полученные от скрещивания со свежей линией, не выросли более высокими, чем самоопыленные или перекрестноопыленные между собой растения, но образовали большее число коробочек, которые содержали в среднем гораздо большее среднее число семян.

Окраска цветков описанных выше трех групп растений. — Исходное материнское растение, от которого было получено пять последовательных самоопыленных

поколений, имело грязнопурпурные цветки. Отбор никогда не велся, и в каждом поколении растения ставились в чрезвычайно однородные условия. Результат получился, как и в некоторых предыдущих случаях, тот, что цветки всех самоопыленных растений, находившихся как в горшках, так и в открытом грунту, были совершенно однородны по окраске. Это была темная, довольно своеобразная, «мясокрасная» окраска. Это однообразие было весьма поразительным в длинном ряду растений, росших в открытом грунту, и это прежде всего привлекло мое внимание.

Я не заметил, в каком поколении первоначальная окраска начала изменяться и сделалась однородной, но я имею все основания считать, что изменение было постепенным. Цветки на перекрестноопыленных между собой растениях были, по большей части, той же самой окраски, но далеко не такой однородной, как цветки на самоопыленных растениях, и многие из них были бледной окраски, приближавшейся почти к белой. Цветки на растениях, получившихся от скрещивания с пурпурноцветковой Уэстерхемской линией, были, как можно было ожидать, гораздо более пурпурными и далеко не столь однородными по окраске. Самоопыленные растения, судя на-глаз, были также замечательно однообразны по высоте; перекрестноопыленные между собой были менее однообразны, тогда как растения, скрещенные с Уэстерхемской линией, сильно варьировали по высоте.

Nicotiana tabacum

Это растение представляет собой любопытный случай. Из шести опытов с перекрестно- и самоопыленными растениями, принадлежавшими к трем последовательным поколениям, лишь в одном единственном перекрестноопыленные растения обнаружили заметное превосходство по высоте над растениями самоопыленными, в четырех опытах они были приблизительно равны и в одном (т. е. в первом поколении) самоопыленные растения значительно превосходили перекрестноопыленные. Ни в одном случае коробочки от цветков, опыленных пыльцой другого растения, не дали семян намного больше, а иногда они давали и много меньше семян, чем коробочки от самоопыленных цветков. Но когда цветки какого-либо сорта опылялись пыльцой от слегка отличавшегося сорта, который рос в несколько иных условиях, т. е. опылялись свежей линией,— сеянцы, происходившие от этого скрещивания, в необычайной степени превосходили по высоте и весу сеянцы от самоопыленных цветков.

Двенадцать цветков на нескольких растениях обыкновенного табака, выращенных из покупных семян, были опылены пыльцой другого растения той же самой группы, и эти цветки образовали десять коробочек. Двенадцать цветков на этих же самых растениях были опылены своей собственной пыльцой и образовали одиннадцать коробочек. Семена в десяти перекрестноопыленных коробочках весили 31,7 грана, тогда как семена в десяти самоопыленных коробочках весили 47,67 грана, что дает отношение 100 : 150. Значительно большая продуктивность самоопыленных коробочек по сравнению с перекрестноопыленными едва ли может быть приписана случайности, так как все коробочки обеих групп были очень хорошими и здоровыми.

Семена были помещены на песок, и несколько пар в одинаковом состоянии прорастания были посажены на противоположных сторонах трех горшков. Остальные семена были густо посеяны на двух сторонах горшка IV, так что растения в этом горшке были сильно скучены. Наиболее высокое растение с каждой стороны каждого горшка было измерено. В то время, когда растения были очень молодыми, четыре наиболее высоких перекрестноопыленных растения имели

в среднем в высоту 7,87 дюйма, а четыре наиболее высоких самоопыленных — 14,87 дюйма, что дает отношение 100 : 189. Высота растений в этом возрасте приведена в двух левых столбцах следующей таблицы [LXXXIV]:

ТАБЛИЦА LXXXIV

Nicotiana tabacum (первое поколение)

№ горшка	20 мая 1868 г.		6 декабря 1868 г.	
	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы	Дюймы	Дюймы
I	$15^4/_8$	26	40	44
II	3	15	$6^4/_8$	43
III	8	$13^4/_8$	16	33
IV Густой посев	5	5	$11^4/_8$	11
Сумма высот в дюймах	31,5	59,5	74,0	131,0

В момент полного цветения наиболее высокие растения с каждой стороны были снова измерены (см. два правых столбца) с приведенным ниже результатом. Но я должен сказать, что горшки не были достаточно велики и растения никогда не достигали свойственной им высоты. Четыре наиболее высоких перекрестноопыленных растения имели теперь в среднем высоту 18,5, а четыре наиболее высоких самоопыленных растения — 32,75 дюйма, что составляет отношение 100 : 178. Во всех четырех горшках самоопыленное растение цвело ранее какого-либо из перекрестноопыленных.

В горшке IV, где растения были чрезвычайно скучены, две группы были сначала равны, а под конец наиболее высокое перекрестноопыленное растение чуть превосходило наиболее высокое самоопыленное растение. Это напомнило мне аналогичный случай в одном из поколений у Petunia, где самоопыленные растения в продолжение всего своего роста были выше, чем перекрестноопыленные, во всех горшках, за исключением горшка со скученными растениями.

В соответствии с этим был проведен другой опыт, и некоторое количество тех же самых перекрестноопыленных и самоопыленных семян табака были густо посеяны на противоположных сторонах двух дополнительных горшков; при этом растения были оставлены расти в тесноте. Когда они имели в высоту от 13 до 14 дюймов, то между обеими сторонами не было никакой разницы; не было также заметной разницы и тогда, когда растения выросли до предельной высоты, так как в одном горшке наиболее высокое перекрестноопыленное растение имело $26^1/_2$ дюйма в высоту и на 2 дюйма превосходило наиболее высокое самоопыленное растение, тогда как в другом горшке наиболее высокое перекрестноопыленное растение было

на $3^1/_2$ дюйма более низким, чем самое высокое самоопыленное растение, которое имело в высоту 22 дюйма.

Так как растения не выросли до свойственной им высоты в упомянутых выше небольших горшках (таблица LXXXIV), то четыре перекрестноопыленных и четыре самоопыленных растения были выращены из тех же самых семян и посажены парами на противоположных сторонах четырех очень больших горшков, содержавших плодородную почву, так что они совершенно не были поставлены в условия жестокой взаимной конкуренции. Когда эти растения цвели, я не позаботился их измерить, но отметил в своих записях, что все четыре самоопыленных растения превосходят по высоте четыре перекрестноопыленных на 2 или 3 дюйма. Мы видели, что цветки на исходных, или родительских, растениях, которые были опылены пыльцой другого растения, дали значительно меньший урожай семян, чем цветки, которые были опылены своей собственной пыльцой, и только что приведенный опыт, точно так же, как и опыт, приведенный в таблице LXXXIV, ясно показывает нам, что растения, выращенные из перекрестноопыленных семян, уступали по высоте растениям, полученным из самоопыленных семян, но лишь в том случае, когда они не были в густом посеве. В тех же случаях, когда они были в густом посеве и, таким образом, подвергались действию условий очень жестокой конкуренции, перекрестноопыленные и самоопыленные растения были приблизительно равны по высоте.

Перекрестно- и самоопыленные растения второго поколения. — Двенадцать цветков на перекрестноопыленных растениях последнего поколения, росших в только что упомянутых четырех больших горшках, были опылены пыльцой от перекрестноопыленного растения, росшего в одном из других горшков, и двенадцать цветков самоопыленных растений были опылены своей собственной пыльцой. Все эти цветки обеих групп образовали прекрасные коробочки. Из перекрестноопыленных коробочек десять содержали по весу 38,92 грана семян, а десять коробочек из числа самоопыленных — 37,74 грана, что дает отношение 100 : 97. Некоторые из этих семян в одинаковом состоянии прорастания были посажены парами на противоположных сторонах пяти больших горшков. Большое число перекрестноопыленных семян проросло ранее самоопыленных и было, конечно, выброшено. Полученные таким образом растения были измерены тогда, когда многие из них находились в полном цвету [табл. LXXXV, стр. 435].

Тринадцать перекрестноопыленных растений имеют здесь в среднем в высоту 39,35, а тринадцать самоопыленных растений — 31,82 дюйма, что дает отношение 100 : 81. Но было бы более правильным исключить все слабые растения, которые имели в высоту 10 дюймов и ниже, и в таком случае девять остальных перекрестноопыленных растений имели бы в среднем в высоту 53,84, а семь остальных самоопыленных растений 51,78 дюйма, что дает отношение 100 : 96, и эта разница настолько мала, что перекрестноопыленные и самоопыленные растения можно считать равными по высоте.

Дополнительно к этим растениям три перекрестноопыленных растения были посажены отдельно в три больших горшка, а три самоопыленных растения в три других больших горшка; таким образом, они не находились в условиях конкуренции; теперь самоопыленные растения немного превосходили перекрестноопыленные, так как три перекрестноопыленных растения имели в среднем 55,91 дюйма, а три самоопыленных — 59,16, что дает отношение 100 : 106.

Перекрестно- и самоопыленные растения третьего поколения. — Так как я хотел установить, во-первых, будут ли передавать те самоопыленные растения последнего поколения, которые значительно превосходили по высоте соответствующие им растения противоположной стороны, то же самое свойство своему потомству, и, во-вторых, обладают ли они той же самой половой конституцией, то я

отобрал для опыта два самоопыленных растения, обозначенных буквами *A* и *B* в горшке III (таблица LXXXV), так как эти два растения были приблизительно равной высоты и значительно превосходили соответствующие им перекрестноопыленные растения противоположной стороны. Четыре цветка на каждом растении были опылены своей собственной пыльцой, а четыре других цветка тех же самых растений были опылены пыльцой от одного из перекрестноопыленных растений, росшего в другом горшке. Этот план [метод] отличается от того, которому я следовал раньше и при котором сеянцы от перекрестноопыленных растений, перекрестно опыленных снова, сравнивались с сеянцами от самоопыленных растений, самоопыленных снова. Семена из перекрестноопыленных и самоопыленных коробочек вышеупомянутых двух растений были помещены на отдельные часовые стекла и сравнены, но не взвешены, и в обоих случаях семена из перекрестноопыленных коробочек, повидимому, были несколько менее многочисленны, чем семена из самоопыленных коробочек. Эти семена были посажены обычным способом, и высота перекрестноопыленных и самоопыленных сеянцев, когда они вполне выросли, приведена в LXXXVI [стр. 436] и в помещенной ниже LXXXVII [стр. 437] таблицах.

ТАБЛИЦА LXXXV

Nicotiana tabacum (второе поколение)

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$14^4/_8$ $78^4/_8$ 9	$27^6/_8$ $8^6/_8$ 56
II	$60^4/_8$ $44^6/_8$ 10	$16^3/_8$ 7 $50^4/_8$
III	$57^1/_8$ $1^2/_8$	87(*A*) $81^2/_8$(*B*)
IV	$6^6/_8$ 31 $69^4/_8$	19 $43^2/_8$ 4
V	$99^4/_8$ $29^2/_8$	$9^4/_8$ 3
Сумма высот в дюймах	511,63	413,75

Семь перекрестноопыленных растений в первой из этих двух таблиц имеют в среднем в высоту 95,25 дюйма, а семь самоопыленных — 79,6, что дает отношение 100 : 83. В одной половине горшков перекрестноопыленное растение, а в другой половине самоопыленное зацвело первым.

Теперь мы перейдем к сеянцам, полученным от другого родительского растения — *B*.

Семь перекрестноопыленных растений (так как два из них отмерли) имеют здесь в среднем в высоту 70,78 дюйма, а девять самоопыленных растений — 71,3 дюйма, что дает отношение почти 100 : 101. В четырех из этих пяти горшков самоопыленное растение зацвело ранее какого-либо из перекрестноопыленных растений.

ТАБЛИЦА LXXXVI

Nicotiana tabacum (третье поколение)
Сеянцы самоопыленного растения A
(горшок III, таблица LXXXV, второе поколение)

№ горшка	Сеянцы самоопыленного растения, скрещенного с перекрестноопыленным растением	Сеянцы самоопыленного растения, снова самоопыленного, представляющие собой третье самоопыленное поколение
	Дюймы	Дюймы
I	$100^2/_8$	98
	91	79
II	$110^2/_8$	$59^1/_8$
	$100^4/_8$	$66^6/_8$
III	104	$79^6/_8$
IV	$84^2/_8$	$110^4/_8$
	$76^4/_8$	$64^1/_8$
Сумма высот в дюймах	666,75	557,25

Таким образом, в отличие от предшествующего случая, самоопыленные растения в некоторых отношениях слегка превосходят перекрестноопыленные.

Если теперь мы рассмотрим перекрестноопыленные и самоопыленные растения трех поколений, то найдем необыкновенное разнообразие в их относительной высоте. В первом поколении перекрестноопыленные растения уступали самоопыленным в отношении 100 : 178, и цветки исходных родительских растений, которые были опылены пыльцой другого растения, дали значительно менее семян, чем самоопыленные цветки, — отношение 100 : 150. Но является странным тот факт, что самоопыленные растения, которые были поставлены в условия очень жестокой конкуренции с перекрестноопыленными, в двух случаях не обнаружили над ними превосходства. Худшее развитие [inferiority] перекрестноопыленных растений этого первого поколения не может быть приписано незрелости семян, так как я тщательно просмотрел их, а также и тому, что семена были больны или каким-либо путем повреждены в одной из коробочек, так как семена, содержавшиеся в десяти перекрестноопыленных коробочках, были перемешаны и небольшое число их было взято для посева наугад. Во втором поколении перекрестноопыленные и самоопыленные растения были приблизительно равны по высоте. В третьем поколении

перекрестноопыленные и самоопыленные семена были получены от двух растений предыдущего поколения, и полученные из них сеянцы замечательным образом отличались по конституции; в одном случае перекрестноопыленные сеянцы превосходили самоопыленные по высоте в отношении 100 : 83, а в другом случае они были

ТАБЛИЦА LXXXVII

Nicotiana tabacum (третье поколение)
Сеянцы самоопыленного растения В
(горшок III, таблица LXXXV, второе поколение)

№ горшка	Сеянцы самоопыленного растения, скрещенного с перекрестноопыленным растением	Сеянцы самоопыленного растения, снова самоопыленного, представляющие собой третье самоопыленное поколение
	Дюймы	Дюймы
I	$87^2/_8$ 49	$72^4/_8$ $14^2/_8$
II	$98^4/_8$ 0	73 $110^4/_8$
III	99 $15^2/_8$	$106^4/_8$ $73^6/_8$
IV	$97^6/_8$	$48^6/_8$
V	$48^6/_8$ 0	$81^2/_8$ $61^2/_8$
Сумма высот в дюймах	495,50	641,75

почти равны. Это различие между двумя группами, полученными в одно и то же время от двух растений, которые росли в одном и том же горшке и с которыми во всех отношениях поступали совершенно одинаково, также и необыкновенное превосходство самоопыленных растений над перекрестноопыленными в первом поколении — все это, взятое вместе, заставляет меня думать, что некоторые особи рассматриваемого вида отличаются до некоторой степени от других по своему половому сродству (если пользоваться термином, применяемым Гертнером), подобно тому, как отличаются близкородственные виды одного и того же рода. Следовательно, если скрещиваются два растения, которые различаются между собой таким образом, то сеянцы страдают и оказываются превзойденными сеянцами от самоопыленных цветков, у которых половые элементы имеют одну и ту же природу. Известно, * что у наших домашних животных некоторые особи несовместимы в

* Доказательства по этому пункту приведены мной в «Variation of Animals and Plants under Domestication», гл. XVIII, 2-е изд., т. II, стр. 146 [См. настоящее издание, том 4].

половом отношении и не дают потомства, несмотря на то, что они плодовиты с другими особями. Но Кёльрейтер привел случай, * который имеет более близкое отношение к случаю, рассматриваемому нами сейчас, так как он показывает, что в роде Nicotiana сорта различаются по своему половому сродству. Он экспериментировал с пятью сортами обыкновенного табака и доказал, что они являются разновидностями, показав, что они вполне плодовиты при реципрокном скрещивании; но один из этих сортов, безразлично, употреблялся ли он в качестве отцовского или материнского растения, был более плодовитым, чем какой-либо другой, при скрещивании с сильно отличающимся от него видом *N. glutinosa*. Так как различные сорта различаются, таким образом, по своему половому сродству, то нет ничего удивительного в том, что особи одного и того же сорта различались подобным же образом в слабой степени.

Если взять растения трех поколений все вместе, [то мы увидим, что] перекрестноопыленные не обнаруживают превосходства над самоопыленными, и я могу объяснить этот факт, лишь предполагая, что у этого вида, который совершенно самофертилен без помощи насекомых, бо́льшая часть особей находится в том же состоянии, что и особи одного и того же сорта обыкновенного гороха и немногих других чужеземных растений, которые самоопылялись на протяжении многих поколений. В таких случаях перекрестное опыление между двумя особями не приносит выгоды; оно не приносит выгоды ни в одном другом случае, если только особи не различаются между собой по общей конституции, либо в результате так называемой произвольной изменчивости, либо в результате того, что их предки подвергались действию неодинаковых условий. Я считаю, что это является в рассматриваемом случае правильным объяснением, потому что, как мы сейчас увидим, потомство растений, которые совсем не испытывают благоприятного действия от перекрестного опыления растением той же линии, испытывало его в необыкновенно высокой степени от перекрестного опыления со слегка отличающейся подразновидностью.[55]

Действие скрещивания со свежей линией. — Я достал некоторое количество семян *N. tabacum* из Кью и вырастил несколько растений, которые представляли собой подразновидность, слегка отличавшуюся от моих прежних растений, так как цветки были чуть розовее, листья немного более заостренными и растения не вполне такими высокими. Следовательно, превосходство по высоте, которое сеянцы приобрели путем этого скрещивания, не может быть приписано прямому наследованию. Два из растений третьего самоопыленного поколения, росших в горшках II и V (таблица LXXXVII), которые превосходили по высоте соответствующие им растения противоположной стороны (так же, как и их родители, которые превосходили в еще более высокой степени), были опылены пыльцой растений из Кью, т. е. свежей линией. Полученные этим путем сеянцы могут быть названы скрещенными с линией из Кью. Несколько других цветков на тех же самых растениях были опылены своей собственной пыльцой, и полученные таким образом сеянцы образовали четвертое самоопыленное поколение. Перекрестноопыленные коробочки, образованные растением в горшке II (таблица LXXXVII), были явно менее хорошими, чем самоопыленные коробочки на том же самом растении. В горшке V наилучшая коробочка была также получена от самоопыления, но семена, образованные двумя перекрестноопыленными коробочками вместе, превосходили по числу семена, образованные двумя самоопыленными коробочками того же самого растения. Следовательно, поскольку дело касается цветков родительских растений, опыление пыльцой свежей линии принесло либо мало пользы,

* Kölreuter, «Das Geschlecht der Pflanzen», Zweite Fortsetzung, 1764, стр. 55—60.

либо не принесло никакой; я и не ожидал, что потомство получит какую-либо выгоду, но в этом отношении совершенно ошибся.

Перекрестноопыленные и самоопыленные семена двух растений были помещены на голый песок, и очень многие из перекрестноопыленных семян обеих групп проросли раньше самоопыленных семян и быстрее развивали свои корешки. Поэтому многие из перекрестноопыленных семян должны были быть выброшены до того, как были получены пары семян в одинаковом состоянии прорастания для посадки на противоположных сторонах шестнадцати больших горшков. Две серии сеянцев, полученных от родительских растений в горшках II и V, содержались отдельно и, когда вполне выросли, были измерены до верхушек своих наиболее высоких листьев, как показано в приводимой ниже двойной таблице [LXXXVIII]. Но так как не было однородного различия по высоте между перекрестноопыленными и самоопыленными сеянцами, полученными от двух растений, то при вычислении средних величин их высоты были сложены вместе. Я должен заметить, что вследствие случайного падения в оранжерее большого куста было сильно повреждено несколько растений в обеих сериях. Эти растения, вместе с соответствующими им растениями противоположной стороны, были тотчас же измерены и затем выброшены. Другие были оставлены расти до достижения ими полной высоты и были измерены в момент цветения. Этот случай объясняет малую высоту некоторых из пар, но так как все пары, независимо от того, выросли ли они вполне или нет, были измерены в одно и то же время, то измерения являются приемлемыми.

Средняя высота двадцати шести перекрестноопыленных растений в шестнадцати горшках двух серий равна 63,29 дюйма, а средняя высота двадцати шести самоопыленных растений равна 41,67, что дает отношение 100 : 66. Превосходство перекрестноопыленных растений проявилось и другим путем, так как в каждом из шестнадцати горшков перекрестноопыленное растение цвело раньше самоопыленного, за исключением горшка VI второй серии, в котором растения на обеих сторонах цвели одновременно.

Некоторые из оставшихся семян обеих серий, вне зависимости от того, проросли ли они или не проросли, были густо посеяны на противоположных сторонах двух очень больших горшков; шесть наиболее высоких растений на каждой стороне каждого горшка были измерены после того, как они достигли приблизительно своей полной высоты. Но их высота была значительно меньшей, чем в прежних опытах, вследствие того, что они росли в условиях чрезвычайно густого посева. Перекрестноопыленные растения, даже когда они были совершенно молодыми, имели гораздо более широкие и лучшие листья, чем сеянцы самоопыленные.

Двенадцать наиболее высоких перекрестноопыленных растений в двух горшках, принадлежавших к двум сериям, имеют [табл. LXXXIX] в высоту 31,53 дюйма, а двенадцать наиболее высоких самоопыленных растений — 17,21 дюйма, что дает отношение 100 : 54. Растения обеих сторон во вполне взрослом состоянии через некоторое время после их измерения были срезаны у самой поверхности почвы и взвешены. Двенадцать перекрестноопыленных растений весили 21,25 унции, а двенадцать самоопыленных растений всего 7,83 унции, что дает отношение по весу 100 : 37.

Остаток перекрестноопыленных и самоопыленных семян от двух родительских растений (тех же самых, что и в последнем опыте) был посеян 1 июля четырьмя длинными параллельными отдельными рядами в хорошую почву в открытом грунту; таким образом, сеянцы не подвергались взаимной конкуренции. Лето было влажным и неблагоприятным для их роста. В то время, когда сеянцы были очень малы, два перекрестноопыленных ряда обнаруживали явное превосходство над двумя самоопыленными рядами. Когда они достигли вполне взрослого состояния, двадцать наиболее высоких перекрестноопыленных растений и двадцать наиболее

высоких самоопыленных растений были отобраны и измерены 11 ноября до верхушек своих листьев, как это показано в таблице XC [стр. 441]. Из двадцати перекрестноопыленных растений цвело двенадцать, тогда как из двадцати самоопыленных цвело лишь одно единственное растение.

ТАБЛИЦА LXXXVIII

Nicotiana tabacum

Растения, полученные от двух растений третьего самоопыленного поколения в горшках II и V (таблица LXXXVII)

№ горшка	Растения из горшка II (таблица LXXXVII)		№ горшка	Растения из горшка V (таблица LXXXVII)	
	Растения, скрещенные с линией из Кью	Растения четвертого самоопыленного поколения		Растения, скрещенные с линией из Кью	Растения четвертого самоопыленного поколения
	Дюймы	Дюймы		Дюймы	Дюймы
I	84 6/8 31	68 4/8 5	I	77 6/8 7 2/8	56 5 3/8
II	78 4/8 48	51 4/8 70	II	55 4/8 18	27 6/8 7
III	77 3/8 77 4/8	12 6/8 6 6/8	III	76 2/8	60 6/8
IV	49 2/8 15 6/8	29 4/8 32	IV	90 4/8 22 2/8	11 6/8 4 1/8
V	89 17	85 5 3/8	V	94 2/8	28 4/8
VI	90	80	VI	78	78 6/8
VII	84 4/8 76 4/8	48 6/8 56 4/8	VII	85 4/8	61 4/8
VIII	83 4/8	84 4/8	VIII	65 5/8 72 2/8	78 3/8 27 4/8
Сумма высот в дюймах	902,63	636,13	Сумма высот в дюймах	743,13	447,38

Двадцать наиболее высоких перекрестноопыленных растений имеют здесь в среднем в высоту 48,74 дюйма, а двадцать наиболее высоких самоопыленных — 35,2 дюйма, что дает отношение 100 : 72. По измерении эти растения были срезаны

ТАБЛИЦА LXXXIX

Nicotiana tabacum

Растения того же самого происхождения, что и растения в таблице LXXXVIII, но росшие в чрезвычайно густом посеве в двух больших горшках

Растения из горшка II (таблица LXXXVII)		Растения из горшка V (таблица LXXXVII)	
Растения, скрещенные с линией из Кью	Растения четвертого самоопыленного поколения	Растения, скрещенные с линией из Кью	Растения четвертого самоопыленного поколения
Дюймы	Дюймы	Дюймы	Дюймы
$42^{4}/_{8}$	$22^{4}/_{8}$	$44^{6}/_{8}$	$22^{4}/_{8}$
34	$19^{2}/_{8}$	$42^{4}/_{8}$	21
$30^{4}/_{8}$	$14^{2}/_{8}$	$27^{4}/_{8}$	18
$23^{4}/_{8}$	16	$31^{2}/_{8}$	$15^{2}/_{8}$
$26^{6}/_{8}$	$13^{4}/_{8}$	32	$13^{5}/_{8}$
$18^{3}/_{8}$	16	$24^{6}/_{8}$	$14^{6}/_{8}$
175,63	101,50	202,75	105,13

ТАБЛИЦА XC

Nicotiana tabacum

Растения, выращенные из тех же самых семян, что и в двух последних опытах, но посеянные отдельно в открытом грунту, так что они не конкурировали друг с другом

Растения из горшка II (таблица LXXXVII)		Растения из горшка V (таблица LXXXVII)	
Растения, скрещенные с линией из Кью	Растения четвертого самоопыленного поколения	Растения, скрещенные с линией из Кью	Растения четвертого самоопыленного поколения
Дюймы	Дюймы	Дюймы	Дюймы
$42^{2}/_{8}$	$22^{6}/_{8}$	$54^{4}/_{8}$	$34^{4}/_{8}$
$54^{5}/_{8}$	$37^{4}/_{8}$	$51^{4}/_{8}$	$38^{5}/_{8}$
$39^{3}/_{8}$	$34^{4}/_{8}$	45	$40^{6}/_{8}$
$53^{2}/_{8}$	30	43	$43^{2}/_{8}$
$49^{3}/_{8}$	$28^{6}/_{8}$	43	40
$50^{3}/_{8}$	$31^{2}/_{8}$	$48^{6}/_{8}$	$38^{2}/_{8}$
$47^{1}/_{8}$	$25^{4}/_{8}$	44	$35^{6}/_{8}$
$57^{3}/_{8}$	$26^{2}/_{8}$	$48^{2}/_{8}$	$39^{6}/_{8}$
37	$22^{3}/_{8}$	$55^{1}/_{8}$	$47^{6}/_{8}$
48	28	63	$58^{5}/_{8}$
478,75	286,88	496,13	417,25

у самой поверхности почвы; двадцать перекрестноопыленных растений весили 195,75 унции, а двадцать самоопыленных растений — 123,25 унции, что дает отношение 100 : 63.

В трех предыдущих таблицах — LXXXVIII, LXXXIX и XC — мы имеем данные измерений пятидесяти шести растений, происшедших от двух растений третьего самоопыленного поколения, опыленного пыльцой свежей линии, и пятидесяти шести растений четвертого самоопыленного поколения, происшедшего от тех же самых двух растений. С этими перекрестноопыленными и самоопыленными растениями поступали трояким образом: во-первых, они были поставлены в условия умеренно-сильной конкуренции друг с другом в горшках; во-вторых, подвергались действию неблагоприятных условий и очень жестокой конкуренции, будучи очень сильно скучены в двух больших горшках; в-третьих, были посеяны отдельно в открытом и хорошем грунту, не страдая при этом от взаимной конкуренции.

Во всех этих случаях перекрестноопыленные растения в каждой группе в сильной степени превосходили самоопыленные. Это проявлялось различным путем — более ранним прорастанием перекрестноопыленных семян, более быстрым ростом сеянцев в очень раннем возрасте, более ранним цветением взрослых растений, а также в большей высоте, которой они под конец достигали. Превосходство перекрестноопыленных растений проявилось еще более ясно, когда обе группы были взвешены; вес перекрестноопыленных растений относился к весу самоопыленных в двух горшках с загущенным посевом, как 100 : 37. Едва ли можно было бы желать лучшего доказательства огромной пользы, проистекающей от скрещивания со свежей линией.

XXVI. PRIMULACEAE

Cyclamen persicum *

Десять цветков, опыленных пыльцой растений, относительно которых было известно, что они представляли собой отдельные сеянцы, дали девять коробочек, содержавших в среднем по 34,2 семени, с максимальным числом 77 в одной из них. Десять самоопыленных цветков дали восемь коробочек, содержавших в среднем всего по 13,1 семени, с максимальным числом 25 в одной из них. Это дает отношение 100 : 38 для среднего числа семян на коробочку у перекрестноопыленных и самоопыленных цветков. Цветки свешиваются вниз, и так как рыльца находятся непосредственно под пыльниками, то можно было бы ожидать, что пыльца должна была попадать на них и что они должны были самоопылиться естественным путем; но эти покрытые растения не образовали ни одной коробочки. В некоторых других случаях непокрытые растения в той же самой оранжерее образовали коробочки в изобилии, и я предполагаю, что цветы посещались пчелами, которые едва ли могли не переносить пыльцу от растения к растению.

Семена, полученные только что описанным образом, были помещены на песок и по прорастании были посажены попарно — три перекрестноопыленных и три самоопыленных растения на противоположных сторонах четырех горшков. Когда листья достигли в длину 2 или 3 дюймов, включая черешки, сеянцы на обеих сторонах были равны. В течение одного или двух месяцев перекрестноопыленные растения начали обнаруживать небольшое превосходство над самоопыленными,

* *Cyclamen repandum*, согласно Лекоку (Lecoq, «Géographie Botanique de l'Europe», т. VIII, 1858, стр. 150), протерандричен; то же самое, я думаю, имеет место у *Cyclamen persicum*.[56]

которое непрерывно возрастало, и перекрестноопыленные растения цвели во всех четырех горшках на несколько недель ранее и намного более обильно, чем самоопыленные. Две наиболее высокие цветоножки перекрестноопыленных растений в каждом горшке были измерены, и средняя высота восьми цветоножек была равна 9,49 дюйма. По истечении значительного промежутка времени зацвели самоопыленные растения, и несколько из их цветоножек (я забыл записать, сколько именно) было измерено приближенно; их средняя высота была немного ниже 7,5 дюйма; таким образом, отношение между цветоножками перекрестноопыленных растений и цветоножками самоопыленных растений равнялось, по крайней мере, 100 : 79. Причина, по которой я не произвел более тщательных измерений самоопыленных растений, была та, что эти экземпляры выглядели такими слабыми, что я решил пересадить их в горшки бо́льших размеров, а в следующем году измерить их тщательно; но мы увидим, что это частично не удалось осуществить, вследствие того, что тогда образовалось столь малое количество цветков.

Эти растения были оставлены непокрытыми в оранжерее; двенадцать перекрестноопыленных растений образовали сорок коробочек, тогда как двенадцать самоопыленных растений образовали лишь пять, что дает отношение 100 : 12. Но эта разница не дает правильного представления об относительной плодовитости обеих групп. Я сосчитал семена одной из наилучших коробочек перекрестноопыленных растений, и она содержала семьдесят три семени, тогда как наилучшая из пяти коробочек, образованных самоопыленными растениями, содержала всего тридцать пять хороших семян. В других четырех коробочках большинство семян едва достигало половинной величины семян из перекрестноопыленных коробочек.

ТАБЛИЦА XCI

Cyclamen persicum; 0 *обозначает, что цветки не образовались*

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	10	0
	$9^2/_8$	0
	$10^2/_8$	0
II	$9^2/_8$	0
	10	0
	$10^2/_8$	0
III	$9^1/_8$	8
	$9^5/_8$	$6^7/_8$
	$9^5/_8$	$6^6/_8$
IV	$11^1/_8$	0
	$10^5/_8$	$7^7/_8$
	$10^6/_8$	0
Сумма высот в дюймах	119,88	29,50

В следующем году перекрестноопыленные растения снова дали много цветков раньше, чем самоопыленные дали один единственный цветок. Три наиболее высокие цветоножки на перекрестноопыленных растениях в каждом из горшков были измерены, как показано в таблице XCI [стр. 443]. В горшках I и II самоопыленные растения не образовали ни одного цветка; в горшке IV — всего лишь один, а в горшке III — шесть, из которых три наиболее высоких были измерены.

Средняя высота двенадцати цветоножек на перекрестноопыленных растениях равна 9,99 дюйма, а средняя высота четырех цветоножек на самоопыленных растениях — 7,37 дюйма, что дает отношение 100 : 74. Самоопыленные растения представляли собой жалкие экземпляры, тогда как перекрестноопыленные выглядели очень мощными.

Anagallis

Anagallis collina, var. *grandiflora* (*подразновидности, дающие бледнокрасные и синие цветки*)[57]

Во-первых, двадцать пять цветков нескольких растений красной разновидности были опылены пыльцой другого растения той же самой разновидности и образовали десять коробочек; тридцать один цветок был опылен своей собственной пыльцой и образовал восемнадцать коробочек. Эти растения, выращивавшиеся в горшках в оранжерее, находились, очевидно, в очень стерильном состоянии, и семена в обеих группах коробочек, особенно у самоопыленных, были хотя и многочисленны, но настолько посредственного качества, что было очень трудно определить, какие из них были хорошими и какие плохими. Но, насколько я мог судить, перекрестноопыленные коробочки содержали в среднем 6,3 хороших семян, с максимальным числом 13 в одной из них, а самоопыленные содержали 6,05 таких семян, с максимальным числом 14 в одной из них.

Во-вторых, одиннадцать цветков красной разновидности были кастрированы в раннем возрасте и опылены пыльцой синей разновидности; это скрещивание, очевидно, значительно повысило их плодовитость, так как одиннадцать цветков дали семь коробочек, которые содержали в среднем вдвое более хороших семян, чем прежде, а именно 12,7, при максимальном числе по 17 семян в двух коробочках.

Следовательно, эти перекрестноопыленные коробочки дали семена по сравнению с семенами предыдущих самоопыленных коробочек в отношении 100 : 48. Эти семена были также заметно крупнее, чем семена, полученные от перекрестного опыления между двумя особями той же самой красной разновидности, и прорастали намного лучше.

Цветки большинства растений, полученных путем перекрестного опыления между двуцветными разновидностями (таких растений было получено несколько), пошли в мать и были окрашены в красный цвет. Но на двух из растений цветки явно имели синий оттенок, а в одном случае в такой степени, что были почти промежуточными по окраске.

Перекрестноопыленные семена, полученные двумя указанными выше способами, и самоопыленные семена были посеяны на противоположных сторонах двух больших горшков, и сеянцы, когда они вполне выросли, были измерены, как это показано в двух нижеследующих таблицах [XCII, стр. 445].

Так как растения обеих групп малочисленны, то они могут быть взяты вместе для выведения общего среднего; но я должен прежде всего сказать, что отношение высоты сеянцев, полученных в результате перекрестного опыления между двумя особями красной разновидности, к высоте самоопыленных растений красной

разновидности равно 100 : 73, тогда как отношение высоты перекрестноопыленного потомства от двух разновидностей к высоте самоопыленных растений красной разновидности равно 100 : 66. Таким образом, здесь видно, что перекрестное опыление между двумя разновидностями является наиболее выгодным. Средний вес всех шести перекрестноопыленных растений в двух группах, взятых вместе, равен 48,20, а средний вес шести самоопыленных растений — 33,25, что дает отношение 100 : 69.

ТАБЛИЦА XCII

Anagallis collina

Красная разновидность, опыленная другим растением красной разновидности, и самоопыленная красная разновидность

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$23^4/_8$	$15^4/_8$
	21	$15^4/_8$
	$17^2/_8$	14
Сумма высот в дюймах	61,75	45,00

Красная разновидность, опыленная синей разновидностью, и самоопыленная красная разновидность

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
II	$30^4/_8$	$24^4/_8$
	$27^3/_8$	$18^4/_8$
	25	$11^6/_8$
Сумма высот в дюймах	82,88	54,75
Сумма высот обеих групп	144,63	99,75

Эти шесть перекрестноопыленных растений образовали естественным путем двадцать шесть коробочек, тогда как шесть самоопыленных растений образовали лишь две, что дает отношение 100 : 8. Здесь имеется, следовательно, та же самая необыкновенная разница по плодовитости между перекрестноопыленными и самоопыленными растениями, что и в последнем [рассмотренном] роде Cyclamen, который принадлежит к тому же семейству Primulaceae.

В следующем году перекрестноопыленные растения снова дали много цветков раньше, чем самоопыленные дали один единственный цветок. Три наиболее высокие цветоножки на перекрестноопыленных растениях в каждом из горшков были измерены, как показано в таблице XCI [стр. 443]. В горшках I и II самоопыленные растения не образовали ни одного цветка; в горшке IV — всего лишь один, а в горшке III — шесть, из которых три наиболее высоких были измерены.

Средняя высота двенадцати цветоножек на перекрестноопыленных растениях равна 9,99 дюйма, а средняя высота четырех цветоножек на самоопыленных растениях — 7,37 дюйма, что дает отношение 100 : 74. Самоопыленные растения представляли собой жалкие экземпляры, тогда как перекрестноопыленные выглядели очень мощными.

Anagallis

Anagallis collina, var. *grandiflora* (*подразновидности, дающие бледнокрасные и синие цветки*)[57]

Во-первых, двадцать пять цветков нескольких растений красной разновидности были опылены пыльцой другого растения той же самой разновидности и образовали десять коробочек; тридцать один цветок был опылен своей собственной пыльцой и образовал восемнадцать коробочек. Эти растения, выращивавшиеся в горшках в оранжерее, находились, очевидно, в очень стерильном состоянии, и семена в обеих группах коробочек, особенно у самоопыленных, были хотя и многочисленны, но настолько посредственного качества, что было очень трудно определить, какие из них были хорошими и какие плохими. Но, насколько я мог судить, перекрестноопыленные коробочки содержали в среднем 6,3 хороших семян, с максимальным числом 13 в одной из них, а самоопыленные содержали 6,05 таких семян, с максимальным числом 14 в одной из них.

Во-вторых, одиннадцать цветков красной разновидности были кастрированы в раннем возрасте и опылены пыльцой синей разновидности; это скрещивание, очевидно, значительно повысило их плодовитость, так как одиннадцать цветков дали семь коробочек, которые содержали в среднем вдвое более хороших семян, чем прежде, а именно 12,7, при максимальном числе по 17 семян в двух коробочках.

Следовательно, эти перекрестноопыленные коробочки дали семена по сравнению с семенами предыдущих самоопыленных коробочек в отношении 100 : 48. Эти семена были также заметно крупнее, чем семена, полученные от перекрестного опыления между двумя особями той же самой красной разновидности, и прорастали намного лучше.

Цветки большинства растений, полученных путем перекрестного опыления между двуцветными разновидностями (таких растений было получено несколько), пошли в мать и были окрашены в красный цвет. Но на двух из растений цветки явно имели синий оттенок, а в одном случае в такой степени, что были почти промежуточными по окраске.

Перекрестноопыленные семена, полученные двумя указанными выше способами, и самоопыленные семена были посеяны на противоположных сторонах двух больших горшков, и сеянцы, когда они вполне выросли, были измерены, как это показано в двух нижеследующих таблицах [XCII, стр. 445].

Так как растения обеих групп малочисленны, то они могут быть взяты вместе для выведения общего среднего; но я должен прежде всего сказать, что отношение высоты сеянцев, полученных в результате перекрестного опыления между двумя особями красной разновидности, к высоте самоопыленных растений красной

разновидности равно 100 : 73, тогда как отношение высоты перекрестноопыленного потомства от двух разновидностей к высоте самоопыленных растений красной разновидности равно 100 : 66. Таким образом, здесь видно, что перекрестное опыление между двумя разновидностями является наиболее выгодным. Средний вес всех шести перекрестноопыленных растений в двух группах, взятых вместе, равен 48,20, а средний вес шести самоопыленных растений — 33,25, что дает отношение 100 : 69.

ТАБЛИЦА XCII

Anagallis collina

Красная разновидность, опыленная другим растением красной разновидности, и самоопыленная красная разновидность

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$23^{4}/_{8}$	$15^{4}/_{8}$
	21	$15^{4}/_{8}$
	$17^{2}/_{8}$	14
Сумма высот в дюймах	61,75	45,00

Красная разновидность, опыленная синей разновидностью, и самоопыленная красная разновидность

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
II	$30^{4}/_{8}$	$24^{4}/_{8}$
	$27^{3}/_{8}$	$18^{4}/_{8}$
	25	$11^{6}/_{8}$
Сумма высот в дюймах	82,88	54,75
Сумма высот обеих групп	144,63	99,75

Эти шесть перекрестноопыленных растений образовали естественным путем двадцать шесть коробочек, тогда как шесть самоопыленных растений образовали лишь две, что дает отношение 100 : 8. Здесь имеется, следовательно, та же самая необыкновенная разница по плодовитости между перекрестноопыленными и самоопыленными растениями, что и в последнем [рассмотренном] роде Cyclamen, который принадлежит к тому же семейству Primulaceae.

Primula veris. Brit. Flora

(Var. *officinalis* Linn.) *Первоцвет*

Бо́льшая часть видов этого рода является гетеростильной или диморфной, т. е. они представляют две формы: одну — длинностолбчатую, с короткими тычинками, а другую — короткостолбчатую, с длинными тычинками. * Для осуществления оплодотворения необходимо, чтобы пыльца одной формы была нанесена на рыльце другой формы; в природных условиях это осуществляется насекомыми. Подобные соединения и получаемые от них сеянцы я назвал легитимными. Если одна форма опыляется пыльцой от той же самой формы, то не образуется полного числа семян, а в случае некоторых гетеростильных родов семян не образуется вовсе. Такие соединения и получаемые от них сеянцы я назвал иллегитимными. Эти сеянцы, подобно гибридам, часто бывают карликовыми и более или менее стерильными.

Я имел несколько длинностолбчатых растений *P. veris*, которые в течение четырех последовательных поколений получались от иллегитимных соединений между длинностолбчатыми растениями; кроме того, они были до некоторой степени родственны между собой и все время подвергались действию сходных условий в горшках в оранжерее. Пока они выращивались таким образом, они росли хорошо и были здоровы и плодовиты. Их плодовитость даже повысилась в более поздних поколениях, как будто они привыкли к иллегитимному оплодотворению. Растения первого иллегитимного поколения, будучи взяты из оранжереи и посажены в почву среднего качества на открытом воздухе, росли хорошо и были здоровы; но когда растения двух последних иллегитимных поколений были поставлены в такие же условия, они стали чрезвычайно бесплодными и карликовыми и оставались такими в течение следующего года, за какое время они должны были бы привыкнуть расти на открытом воздухе; таким образом, они, повидимому, обладали слабой конституцией.

При этих обстоятельствах представлялось желательным установить, каково будет действие легитимного опыления длинностолбчатых растений четвертого иллегитимного поколения пыльцой, взятой от неродственных короткостолбчатых растений, росших при других условиях. Соответственно с этим несколько цветков на растениях четвертого иллегитимного поколения (т. е. праправнуках растений, опыленных легитимно), которые мощно росли в горшках в оранжерее, было легитимно опылено пыльцой почти дикорастущего, короткостолбчатого первоцвета, и эти цветки дали несколько хороших коробочек. Тридцать других цветков на тех же самых иллегитимных растениях были опылены своей собственной пыльцой, и эти цветки дали семнадцать коробочек, которые содержали в среднем по 32 семени.

Это является высокой степенью плодовитости, я думаю, более высокой, чем плодовитость, которая обычно получается у иллегитимно опыленных длинностолбчатых растений, растущих на открытом воздухе, и более высокой, чем плодовитость предыдущих иллегитимных поколений, хотя их цветки были опылены пыльцой, взятой от другого растения той же самой формы.

Эти две группы семян (так как они плохо прорастают при помещении на голый песок) были посеяны на противоположных сторонах четырех горшков, и сеянцы были прорежены, так что на обеих сторонах было оставлено равное число их.

* См. мою работу «The Different Forms of Flowers on Plants of the same Species», 1877, или мои статьи в «Journal of Proc. Linn. Soc.», т. VI, 1862, стр. 77, и т. X, 1867, стр. 393 [См. настоящее издание, том 7].

В течение некоторого времени между двумя группами не было заметной разницы по высоте; и в горшке III таблицы XCIII самоопыленные растения были несколько более высокими. Но в то время, когда они выбросили молодые цветоносы, легитимно перекрестноопыленные растения оказались намного лучшими и имели более зеленые и более крупные листья. Была измерена ширина наибольшего листа каждого растения; листья перекрестноопыленных растений были в среднем на четверть дюйма (точно — на 0,28 дюйма) шире, чем листья самоопыленных растений. Растения (вследствие того, что они были в слишком густом посеве) образовали слабые и короткие цветоносы. По два наилучших с каждой стороны были измерены; восемь цветоносов на легитимно перекрестноопыленных растениях имели в среднем в высоту 4,08 дюйма, а восемь цветоносов на иллегитимно самоопыленных растениях имели в среднем 2,93 дюйма, что дает отношение 100 : 72.

После того как эти растения отцвели, они были вынуты из горшков и посажены в очень хорошую почву в открытый грунт. На следующий год (1870), когда они были в полном цвету, по два наиболее высоких цветоноса с каждой стороны были снова измерены, как показано в нижеследующей таблице, в которой дано число цветоносов, образованных на обеих сторонах всех горшков.

ТАБЛИЦА XCIII

Primula veris

№ горшка	Легитимно перекрестноопыленные растения		Иллегитимно самоопыленные растения	
	Высота в дюймах	Число образованных цветоносов	Высота в дюймах	Число образованных цветоносов
I	9 8	16	$2\frac{1}{8}$ $3\frac{4}{8}$	3
II	7 $6\frac{4}{8}$	16	6 $5\frac{4}{8}$	3
III	6 $6\frac{2}{8}$	16	3 $0\frac{4}{8}$	4
IV	$7\frac{3}{8}$ $6\frac{1}{8}$	14	$2\frac{5}{8}$ $2\frac{4}{8}$	5
Всего	56,25	62	25,75	15

Средняя высота восьми наиболее высоких цветоносов на перекрестноопыленных растениях равна здесь 7,03 дюйма, а средняя высота восьми наиболее высоких цветоносов на самоопыленных растениях равна 3,21 дюйма, что дает отношение 100 : 46. Мы видим также, что перекрестноопыленные растения образовали шестьдесят два цветоноса, т. е. число, которое более чем в четыре раза превышало число (именно пятнадцать) цветоносов, образованных самоопыленными растениями. Цветки были оставлены доступными для насекомых, и так как рядом друг с другом

росло много растений, принадлежавших к обеим формам, то они должны были опылиться легитимно естественным путем. При этих обстоятельствах перекрестноопыленные растения образовали 324 коробочки, тогда как самоопыленные образовали лишь 16, и все эти последние коробочки были образованы одним растением в горшке II, которое было значительно лучше, чем какое-либо другое самоопыленное растение. Судя по числу образованных коробочек, равные числа перекрестноопыленных и самоопыленных растений относились друг к другу по плодовитости, как 100 : 5.

В следующем году (1871) я сосчитал не все цветоносы этих растений, а лишь те, которые образовали коробочки, содержавшие хорошие семена. Сезон был неблагоприятным, и перекрестноопыленные растения образовали только сорок таких цветоносов, давших 168 хороших коробочек, тогда как самоопыленные растения образовали только два таких цветоноса, давших всего 6 коробочек, половина которых была очень слабо развита. Таким образом, по плодовитости обе группы, судя по числу коробочек, относились одна к другой, как 100 : 3,5.

При рассмотрении большого различия по высоте и удивительного различия по плодовитости между двумя группами растений, мы должны иметь в виду, что это является результатом действия двух различных факторов. Самоопыленные растения являлись результатом иллегитимного опыления на протяжении пяти последовательных поколений; во всех этих поколениях, за исключением последнего, растения опылялись пыльцой, взятой от другой особи, принадлежавшей к той же самой форме, но более или менее близко родственной. Растения подвергались также в каждом поколении очень сходным условиям. Уже одно такое обращение, насколько мне известно из других наблюдений, должно было значительно уменьшить размеры и плодовитость потомства. С другой стороны, перекрестноопыленные растения являлись потомством длинностолбчатых растений четвертого иллегитимного поколения, легитимно опыленного пыльцой короткостолбчатого растения, которое точно так же, как и его предки, подвергалось действию весьма различных условий, и это последнее обстоятельство уже одно должно было бы сообщить бóльшую мощность потомству, как мы можем заключить на основании многих уже приведенных аналогичных случаев. Какой относительный вес должен быть приписан каждому из этих двух агентов, из которых один имеет тенденцию оказывать вредное действие на самоопыленное потомство, а другой — благотворно влиять на перекрестноопыленное потомство, не может быть установлено. Но мы тотчас увидим, что бóльшая часть благоприятного действия в отношении повышения плодовитости должна быть приписана тому, что скрещивание было произведено со свежей линией.[58]

Primula veris

Равностолбчатая и красноцветковая разновидность

В моей статье «On the Illegitimate Unions of Dimorphic and Trimorphic Plants» («Об иллегитимных соединениях диморфных и триморфных растений») я описал эту замечательную разновидность, которую мне прислал из Эдинбурга м-р Дж. Скотт. Она имеет столбик, свойственный длинностолбчатой форме, и тычинки, свойственные короткостолбчатой форме; таким образом, она утратила гетеростильный или диморфный характер, обычный для большинства видов этого рода, и может быть сравнена с гермафродитной формой двуполого животного. Соответственно с этим пыльца и рыльце одного и того же цветка приспособлены для осуществления взаимного оплодотворения, вместо того, чтобы нуждаться в переносе пыльцы от одной формы к другой, как у обыкновенного первоцвета. Вследствие того, что

рыльце и пыльники расположены почти на одном и том же уровне, цветки вполне самофертильны при устранении насекомых. Благодаря счастливому существованию этой разновидности, представляется возможным опылять ее цветки легитимным путем собственной пыльцой и опылять другие цветки легитимным способом пыльцой другой разновидности или свежей линии. Таким образом, потомки от обоих соединений могут быть вполне сравнены друг с другом, не вызывая сомнения относительно вредного действия иллегитимного соединения.

Растения, с которыми я экспериментировал, были получены в течение двух последовательных поколений от самоопыленных естественным путем семян, образованных растениями под сеткой, и так как эта разновидность в высокой степени самофертильна, то ее предки в Эдинбурге должны были подвергаться самоопылению на протяжении нескольких предыдущих поколений. Несколько цветков на двух из моих растений были легитимно опылены пыльцой короткостолбчатого обыкновенного первоцвета, росшего почти в диком состоянии в моем плодовом саду; таким образом, скрещивание было произведено между растениями, которые подвергались в значительной мере действию неодинаковых условий. Нескольким другим цветкам на тех же самых двух растениях была дана возможность естественного самоопыления под сеткой, и это соединение, как уже было объяснено, является опылением легитимным.

Полученные таким образом перекрестноопыленные и самоопыленные семена были густо посеяны на противоположных сторонах трех горшков, и сеянцы были прорежены так, что на обеих сторонах было оставлено по равному числу их. В течение первого года сеянцы были приблизительно одинаковы по высоте, за исключением растений в горшке III таблицы XCIV, в котором самоопыленные растения обнаружили определенное превосходство. Осенью растения были высажены в грунт в своих горшках; вследствие этого обстоятельства, а также и того, что в каждом горшке росло помногу растений, они не чувствовали себя хорошо и ни одно из них не было очень продуктивно в отношении семян. Но условия были благоприятны и совершенно одинаковы для растений обеих сторон. Следующей весной я отметил в своих записях, что в двух из горшков перекрестноопыленные растения были «несравненно наилучшими по общему виду», и во всех трех горшках они зацвели ранее самоопыленных. Когда они были в полном цвету, наиболее высокие цветоносы на каждой стороне каждого горшка были измерены, и число цветоносов на обеих сторонах сосчитано, как показано в следующей таблице [XCIV]. Растения были оставлены непокрытыми, и так как в непосредственной близости росли другие растения, то цветки, без сомнения, были опылены насекомыми. Когда коробочки созрели, они были собраны и сосчитаны, и результат подсчета также представлен в этой таблице [XCIV, стр. 450].

Средняя высота трех наиболее высоких цветоносов на перекрестноопыленных растениях равна 8,66 дюйма, а средняя высота трех наиболее высоких цветоносов на самоопыленных растениях — 7,33 дюйма, что дает отношение 100 : 85.

Перекрестноопыленные растения все вместе образовали тридцать три цветоноса, тогда как самоопыленные образовали только тринадцать. Число коробочек было сосчитано только у растений в горшках I и III, так как самоопыленные растения в горшке II их совсем не образовали; вследствие этого коробочки перекрестноопыленных растений противоположной стороны сосчитаны не были. Коробочки, не содержавшие хороших семян, были выброшены. Перекрестноопыленные растения в упомянутых выше двух горшках образовали 206 коробочек, а самоопыленные в тех же самых горшках лишь 32 коробочки, что дает отношение 100 : 15. Судя по предыдущим поколениям, чрезвычайная непродуктивность самоопыленных растений в этом опыте всецело обусловливалась тем, что они подвергались действию неблагоприятных условий и жестокой конкуренции с перекрестно-

опыленными растениями, так как, если бы они росли отдельно в хорошей почве, то почти наверное они образовали бы большое число коробочек. Семена были сосчитаны в двадцати коробочках перекрестноопыленных растений, и эти коробочки имели в среднем по 24,75 семени, тогда как в двадцати коробочках самоопыленных

Таблица XCIV

Primula veris (равностолбчатая красноцветковая разновидность)

№ горшка	Перекрестноопыленные растения			Самоопыленные растения		
	Высота наиболее высокого цветоноса в дюймах	Число цветоносов	Число хороших коробочек	Высота наиболее высокого цветоноса в дюймах	Число цветоносов	Число хороших коробочек
I	10	14	163	$6^4/_8$	6	6
II	$8^4/_8$	12	Несколько; не сосчитано	5	2	0
III	$7^4/_8$	7	43	$10^4/_8$	5	26
Всего	26,0	33	206	22,0	13	32

растений среднее число семян равнялось 17,65, что дает отношение 100 : 71. Кроме того, семена самоопыленных растений даже приблизительно не были такими хорошими, как семена перекрестноопыленных растений. Если мы будем рассматривать вместе как число образованных коробочек, так и среднее число содержащихся семян, то плодовитость перекрестноопыленных растений будет относиться к плодовитости самоопыленных растений, как 100 : 11. Мы видим, таким образом, какое большое действие, поскольку дело касается плодовитости, было произведено скрещиванием двух разновидностей, которые в течение долгого времени подвергались действию различных условий, по сравнению с самоопылением; в обоих случаях опыление было легитимного характера.

Primula sinensis

Так как китайская примула является гетеростильным или диморфным растением, подобно обыкновенному первоцвету, то можно было ожидать, что цветки обеих форм, если их иллегитимно опылить их собственной пыльцой или пыльцой из цветков другого растения той же самой формы, дадут семян меньше, чем легитимно перекрестноопыленные цветки, и что сеянцы, полученные из иллегитимно самоопыленных семян, будут несколько карликовыми и менее плодовитыми по сравнению с сеянцами от легитимно перекрестноопыленных семян. Это справедливо в отношении плодовитости цветков; но, к моему изумлению, не наблюдалось разницы по росту между потомством от легитимного соединения между двумя различными растениями и от иллегитимного соединения либо между цветками того же самого растения, либо между различными растениями той же самой формы. Но в ранее цитированной работе я показал, что в Англии это растение находится в аномальном состоянии — таком, какое, судя по аналогичным случаям, должно

вызывать склонность лишать опыление между двумя особями благоприятного действия на потомство. Наши растения получались обычно из самоопыленных семян, и сеянцы обыкновенно подвергались действию приблизительно одинаковых условий в горшках в оранжереях. Кроме того, многие из растений теперь варьируют и изменяют свои признаки, становясь в большей или меньшей степени равностолбчатыми и, как следствие этого, в высокой степени самофертильными. По аналогии с *P. veris* здесь едва ли может быть сомнение в том, что, если бы растение *P. sinensis* могло быть получено непосредственно из Китая и если бы оно было скрещено с одной из наших английских разновидностей, то потомство обнаружило бы изумительное превосходство по высоте и плодовитости (хотя, вероятно, не по красоте цветков) над нашими обыкновенными растениями.

Мой первый опыт состоял в опылении многих цветков длинностолбчатых и короткостолбчатых растений своей собственной пыльцой и в опылении других цветков тех же самых растений пыльцой, взятой от других растений, принадлежавших к той же самой форме; таким образом, все соединения были иллегитимными.

Здесь не наблюдалось однородной и заметной разницы по числу семян, полученных при этих двух способах самоопыления, которые оба были иллегитимными. Две группы семян от обеих форм были густо посеяны на противоположных сторонах четырех горшков, и таким образом были выращены многочисленные растения. Но разницы в их росте не было, за исключением одного горшка, в котором потомство от иллегитимного соединения двух длинностолбчатых растений превосходило определенным образом по высоте потомство цветков на тех же самых растениях, опыленных своей собственной пыльцой. Но во всех четырех горшках растения, полученные от соединения различных растений, принадлежащих к той же самой форме, цвели раньше потомства самоопыленных цветков.

Затем было выращено несколько длинностолбчатых и короткостолбчатых растений из покупных семян, и цветки на обеих формах были легитимно опылены пыльцой другого растения, а другие цветки на обеих формах были иллегитимно опылены пыльцой цветков того же самого растения. Семена были посеяны на противоположных сторонах горшков от I до IV в нижеследующей таблице (XCV), причем на каждой стороне было оставлено по одному растению. Несколько цветков на иллегитимных длинностолбчатых и короткостолбчатых растениях, описанных в последнем параграфе, также было легитимно и иллегитимно опылено только что описанным способом, и их семена были посеяны в горшки от V до VIII той же самой таблицы. Так как обе группы сеянцев существенно не отличались друг от друга, то результаты их измерений приведены в одной таблице. Я должен добавить, что легитимные соединения в обоих случаях дали, как это можно было ожидать, много больше семян, чем иллегитимные соединения. Сеянцы в тот момент, когда они выросли наполовину, не представляли разницы по высоте на обеих сторонах нескольких горшков. Когда они вполне выросли, они были измерены до верхушек своих наиболее длинных листьев, и результаты даны в таблице XCV [стр. 452].

В шести горшках из восьми легитимно перекрестноопыленные растения незначительно превосходили по высоте иллегитимно самоопыленные растения; но в двух горшках последние превосходили первые более заметным образом. Средняя высота восьми легитимно перекрестноопыленных растений равняется 9,01 дюйма, а средняя высота восьми иллегитимно самоопыленных 9,03, что дает отношение 100 : 100,2. Растения на противоположных сторонах образовали, поскольку можно было судить на-глаз, равное число цветков. Я не сосчитал коробочек или образованных ими семян. Но, без сомнения, судя по многим предыдущим

наблюдениям, растения, происшедшие от легитимно перекрестноопыленных семян, должны были быть значительно более плодовитыми, чем растения от иллегитимно самоопыленных семян. Перекрестноопыленные растения, как и в предыдущем случае, цвели раньше самоопыленных растений во всех горшках, за исключением горшка II, в котором обе стороны цвели одновременно, и это раннее цветение, быть может, можно рассматривать как преимущество.

Таблица XCV

Primula sinensis

№ горшка	Растения из легитимно перекрестноопыленных семян	Растения из иллегитимно самоопыленных семян
	Дюймы	Дюймы
I От короткостолбчатой матери	$8^2/_8$	8
II От короткостолбчатой матери	$7^4/_8$	$8^5/_8$
III От длинностолбчатой матери	$9^5/_8$	$9^3/_8$
IV От длинностолбчатой матери	$8^4/_8$	$8^2/_8$
V От иллегитимной короткостолбчатой матери	$9^3/_8$	9
VI От иллегитимной короткостолбчатой матери	$9^7/_8$	$9^4/_8$
VII От иллегитимной длинностолбчатой матери	$8^4/_8$	$9^4/_8$
VIII От иллегитимной длинностолбчатой матери	$10^4/_8$	10
Сумма высот в дюймах	72,13	72,25

XXVII. POLYGONEAE

Fagopyrum esculentum

Гильдебрандом было найдено, что это растение является гетеростильным, т. е. что оно представляет, подобно видам Primula, длинностолбчатую и короткостолбчатую формы, которые приспособлены к взаимному опылению. Вследствие этого приводимое ниже сравнение роста перекрестноопыленных и самоопыленных сеянцев не вполне правильно, так как мы не знаем, не зависит ли разница в их высотах всецело от иллегитимного опыления самоопыленных цветков.

Я получил семена путем легитимного скрещивания цветков на длинностолбчатых и короткостолбчатых растениях и путем опыления других цветков на обеих формах пыльцой того же самого растения. Первым способом было получено несколько больше семян, чем последним, и легитимно перекрестноопыленные семена были тяжелее равного числа иллегитимно самоопыленных семян в отношении 100 : 82.

Перекрестноопыленные и самоопыленные семена от короткостолбчатых родителей, по прорастании на песке, были посажены попарно на противоположных сторонах большого горшка; две подобные группы семян от длинностолбчатых родителей были посажены сходным образом на противоположных сторонах двух других горшков. Во всех трех горшках легитимно перекрестноопыленные сеянцы в то время, когда они имели несколько дюймов в высоту, были выше самоопыленных, и во всех трех горшках они цвели на один или два дня раньше их. Когда они вполне выросли, они все были срезаны у самой поверхности почвы, и так как я был стеснен временем, то они были расположены в длинный ряд, причем срезанный конец одного растения касался верхушки другого и общая длина легитимно перекрестноопыленных растений равнялась 47 футам 7 дюймам, а общая длина иллегитимно самоопыленных растений 32 футам 8 дюймам. Следовательно, средняя высота пятнадцати перекрестноопыленных растений во всех трех горшках равнялась 38,06 дюйма, а средняя высота пятнадцати самоопыленных растений 26,13 дюйма, что даст отношение 100 : 69. [59]

XXVIII. CHENOPODIACEAE

Beta vulgaris

Одно единственное растение, так как другие не росли в этом саду, было оставлено для самоопыления, и самоопыленные семена были собраны. Были также собраны семена от одного растения, росшего посредине большой гряды в другом саду, и так как неслипающаяся пыльца очень обильна, то семена этого растения почти наверное были продуктом перекрестного опыления между различными растениями, осуществленного при помощи ветра. По нескольку семян из двух групп были посеяны на противоположных сторонах двух очень больших горшков; молодые сеянцы были прорежены так, что равное и значительное число их было оставлено на обеих сторонах. Таким образом, эти растения подвергались очень жестокой конкуренции, а также действию неблагоприятных условий. Остальные семена были посеяны на открытом воздухе в хорошую почву двумя длинными и не тесно примыкающими друг к другу рядами, так что эти сеянцы были поставлены в благоприятные условия и не находились во взаимной конкуренции. Самоопыленные семена в открытом грунту взошли очень плохо, и по удалении почвы в двух или трех местах было

найдено, что многие из них дали побеги под землей и затем отмерли. Ни одного такого случая до этого не наблюдалось. Вследствие большого числа сеянцев, погибших таким образом, оставшиеся живыми самоопыленные растения росли в ряду в разреженном состоянии и имели, таким образом, преимущество перед перекрестноопыленными растениями, которые росли в другом ряду в большей тесноте. Зимой молодые растения в обоих рядах были защищены небольшим количеством соломы, а растения, находившиеся в двух больших горшках, были помещены в оранжерею.

Разницы между двумя группами растений в горшках не наблюдалось до следующей весны, когда они немного подросли, и тогда некоторые из перекрестноопыленных растений были лучше и выше, чем какое-либо из самоопыленных. Когда они были в полном цвету, их стебли были измерены, и результаты измерений даны в нижеследующей таблице [XCVI]:

ТАБЛИЦА XCVI

Beta vulgaris

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$34^{6}/_{8}$	36
	30	$20^{1}/_{8}$
	$33^{6}/_{8}$	$32^{2}/_{8}$
	$34^{4}/_{8}$	32
II	$42^{3}/_{8}$	$42^{1}/_{8}$
	$33^{1}/_{8}$	$26^{4}/_{8}$
	$31^{2}/_{8}$	$29^{2}/_{8}$
	33	$20^{2}/_{8}$
Сумма высот в дюймах	272,75	238,50

Средняя высота восьми перекрестноопыленных растений равна здесь 34,09 дюйма, а средняя высота восьми самоопыленных растений — 29,81, что дает отношение 100 : 87.

Что касается растений в открытом грунту, то каждый длинный ряд был разделен пополам для того, чтобы этим уменьшить вероятность случайного преимущества в одной части каждого ряда; четыре наиболее высоких растения в двух половинах обоих рядов были тщательно отобраны и измерены. Восемь наиболее высоких перекрестноопыленных растений имели в среднем в высоту 30,92 дюйма, а восемь наиболее высоких самоопыленных — 30,7, что дает отношение 100 : 99. Таким образом, они были практически равны. Но мы должны иметь в виду, что опыт был проведен не вполне правильно, так как самоопыленные растения

имели большое преимущество перед перекрестноопыленными в том, что они росли в своем ряду гораздо менее скученно, вследствие гибели большого числа семян после того, как они дали побеги под землей. Точно так же группы в обоих рядах не подвергались взаимной конкуренции.[60]

XXIX. CANNACEAE

Canna warscewiczi

У большинства или у всех видов, принадлежащих к этому роду, пыльца высыпается до распускания цветка и пристает в виде массы к листовидному столбику непосредственно под поверхностью рыльца. Так как край этой массы обычно касается края рыльца и так как было установлено специально поставленными с этой целью опытами, что для оплодотворения достаточно очень небольшого числа пыльцевых зерен, то рассматриваемый вид и, вероятно, все остальные виды этого рода являются высоко самофертильными. Изредка бывают исключения, когда вследствие того, что тычинки оказываются слегка более короткими, чем обычно, пыльца отлагается немного ниже поверхности рыльца, и подобные цветки сбрасываются неоплодотворенными, если они не оплодотворены искусственно. Иногда, хотя и редко, тычинка бывает немного длиннее, чем обычно, и тогда вся поверхность рыльца густо покрывается пыльцой. Так как некоторое количество пыльцы обыкновенно отлагается, находясь в соприкосновении с краем рыльца, то некоторые авторы сделали заключение, что цветки неизменно самоопыляются. Это заключение является необычным, так как оно предполагает, что большое количество пыльцы продуцируется без цели.

С этой точки зрения большие размеры поверхности рыльца также являются непонятной особенностью в строении цветка, равно как и относительное положение всех частей, которое таково, что в тот момент, когда насекомые посещают цветки для высасывания обильного нектара, они не могут не перенести пыльцу от одного цветка к другому. *

Согласно Дельпино, пчелы деятельно посещают цветки в Северной Италии, но я никогда не видел ни одного насекомого, которое посещало бы цветки рассматриваемого вида в моей теплице, хотя многие растения росли там в течение многих лет. Тем не менее, эти растения образовали обильное количество семян, точно так же, как и тогда, когда их покрывали сеткой; они являются, следовательно, вполне способными к самоопылению и подвергались, вероятно, самоопылению в Англии в продолжение многих поколений.[61] Так как они выращиваются в горшках и не испытывают конкуренции с окружающими растениями, то они в течение значительного времени находились также и в довольно однородных условиях. Поэтому этот случай является вполне параллельным тому, что наблюдается у обыкновенного гороха, в отношении которого мы не имеем права ожидать значительного и вообще какого-либо благоприятного действия от скрещиваний растений, имеющих подобное же происхождение и подвергавшихся действию

* Дельпино описал (D e l p i n o, «Bot. Zeitung», 1867, стр. 277, и «Scientific Opinion», 1870, стр. 135) строение цветков у представителей этого рода, но он ошибся, думая, что самоопыление невозможно, по крайней мере, у данного вида. Д-р Дикки и проф. Февр утверждают, что цветки опыляются в состоянии бутона и что самоопыление является неизбежным. Я предполагаю, что они были введены в заблуждение тем обстоятельством, что пыльца отлагается на пестик в очень ранний период; см. D i c k i e, «Journal of Linn. Soc. Bot.», т. X, стр. 55, и F a i v r e, «Variabilité des Espèces», 1868, стр. 158.

подобных же условий, и никакого благоприятного действия не последовало, за исключением того, что перекрестноопыленные цветки дали семян несколько больше, чем самоопыленные.

Этот вид был одним из первых, с которыми я экспериментировал, и так как тогда я не выращивал самоопыленных растений в течение нескольких последовательных поколений при однородных условиях, то я не знал и даже не подозревал, что подобное обращение с растениями будет препятствовать достижению благоприятного действия от скрещивания. Поэтому я был очень удивлен тем, что перекрестноопыленные растения не росли более мощно, чем самоопыленные; было выращено большое число растений, несмотря на то, что рассматриваемый вид представляет чрезвычайные трудности для постановки с ним опыта. Семена, даже те, которые в течение долгого времени намачиваются в воде, не прорастают хорошо на голом песке; а те, которые были посеяны в горшках (метод, которому я принужден был следовать), прорастали через очень неравные промежутки времени; таким образом, было трудно получить пары в точности одного и того же возраста, и многие сеянцы должны были быть выдернуты и выброшены. Мои опыты продолжались в течение трех последовательных поколений, и в каждом поколении самоопыленные растения были снова самоопылены; их ранние предки в Англии подвергались, вероятно, самоопылению в течение многих предыдущих поколений. Точно так же в каждом поколении перекрестноопыленные растения опылялись пыльцой от другого перекрестноопыленного растения.

Из цветков, перекрестно опылявшихся в трех поколениях, взятых вместе, несколько большее относительное число по сравнению с самоопыленными образовало коробочки. В сорока семи коробочках от перекрестноопыленных цветков были сосчитаны семена; эти коробочки содержали в среднем 9,95 семени, тогда как сорок восемь коробочек от самоопыленных цветков содержали в среднем 8,45 семени, что дает отношение 100 : 85. Семена от перекрестноопыленных цветков были не тяжелее, а, наоборот, немного легче, чем семена от самоопыленных цветков, в чем я убедился три раза. В одном случае я взвесил 200 перекрестноопыленных и 106 самоопыленных семян, и относительный вес одинакового числа их оказался равным 100 для перекрестноопыленных и 101,5 для самоопыленных. У других растений, в том случае, когда семена от самоопыленных цветков были тяжелее, чем семена от перекрестноопыленных цветков, это, повидимому, обычно обусловливалось тем, что самоопыленные цветки образовали меньшее количество их, и тем, что вследствие этого они лучше питались. Но в рассматриваемом случае семена из перекрестноопыленных коробочек были разделены на две группы, именно на семена из коробочек, содержавших более четырнадцати семян, и на семена из коробочек, содержавших менее четырнадцати семян, и из них семена от более продуктивных коробочек были более тяжелыми; таким образом, вышеприведенное объяснение здесь неприменимо.

Так как пыльца отлагается на пестике в очень раннем возрасте, обыкновенно находясь в соприкосновении с рыльцем, то некоторые цветки были кастрированы для моего первого опыта еще в состоянии бутона и были затем опылены пыльцой от другого растения. Другие же цветки были опылены своей собственной пыльцой.

Из полученных таким образом семян мне удалось вырастить лишь три пары растений одинакового возраста. Три перекрестноопыленных растения имели в среднем в высоту 32,79 дюйма, а три самоопыленных 32,08 дюйма; таким образом, они были приблизительно одинаковы, перекрестноопыленные имели лишь небольшое превосходство. Так как тот же самый результат был получен для всех трех поколений, то было бы излишним приводить высоты всех растений, и я приведу лишь средние величины.

С целью получения перекрестноопыленных и самоопыленных растений второго поколения некоторые цветки на указанных выше перекрестноопыленных растениях были опылены перекрестно в течение двадцати четырех часов после того, как они распустились, пыльцой от другого растения, и этот промежуток времени, вероятно, не являлся слишком большим для того, чтобы перекрестное опыление могло быть эффективным. Некоторое количество цветков на самоопыленных растениях последнего поколения было также самоопылено. Из этих двух групп семян было выращено десять перекрестноопыленных и двенадцать самоопыленных растений одинакового возраста; они были измерены во взрослом состоянии. Перекрестноопыленные имели в среднем в высоту 36,98 дюйма, а самоопыленные 37,42, так что здесь снова обе группы были приблизительно одинаковы — самоопыленные имели небольшое превосходство.

С целью получения растений третьего поколения я пользовался лучшим планом [опыта] и на перекрестноопыленных растениях второго поколения были отобраны цветки, у которых тычинки были слишком короткими для того, чтобы достигать рылец, так что возможно, что они не могли бы самоопылиться. Эти цветки были опылены пыльцой другого растения. Цветки на самоопыленных растениях второго поколения были снова самоопылены.

Из двух групп полученных таким образом семян двадцать одно перекрестноопыленное и девятнадцать самоопыленных растений, одинакового возраста и представлявшие собой третье поколение, были выращены в четырнадцати больших горшках.

Они были измерены, когда вполне выросли, и по странной случайности средняя высота двух групп была в точности одной и той же, именно 35,96 дюйма; таким образом, ни одна сторона не проявила ни малейшего превосходства над другой.

Для того, чтобы проверить этот результат, все растения на обеих сторонах в десяти из упомянутых выше четырнадцати горшков были срезаны после того, как отцвели, и в следующем году стебли были измерены снова; теперь перекрестноопыленные растения немного превосходили (именно на 1,7 дюйма) самоопыленные. Они были снова срезаны, и во время их цветения в третий раз самоопыленные растения имели небольшое превосходство, именно на 1,54 дюйма, над перекрестноопыленными.

Следовательно, результат, полученный с этими растениями в предыдущих опытах, был подтвержден, именно, что ни одна группа не имела решительного превосходства над другой. Следует, однако, упомянуть, что самоопыленные растения обнаружили некоторую тенденцию зацветать раньше перекрестноопыленных растений; это имело место у всех трех пар растений первого поколения, а у растений третьего поколения, которые были срезаны, самоопыленное растение зацвело первым в девяти из двенадцати горшков, и лишь в остальных трех горшках первым зацвело перекрестноопыленное растение.

Если мы будем рассматривать все растения трех поколений, взятые вместе [то увидим], что тридцать четыре перекрестноопыленных растения имеют в среднем в высоту 35,98 дюйма, а тридцать четыре самоопыленных растения — 36,39, что дает отношение 100 : 101. Мы можем, следовательно, сделать заключение что обе группы обладали одинаковой силой роста, и это, я считаю, является результатом долго продолжавшегося самоопыления, равно как и того, что они подвергались в каждом поколении сходным условиям, так что все особи приобрели весьма сходную конституцию.

XXX. GRAMINACEAE

Zea mays

Это растение однодомно и по этой причине было выбрано для опыта. Ни с каким другим подобным растением опыты не велись. * Оно является также анемофильным, т. е. опыляется ветром, и из подобных растений испытывалась лишь обыкновенная свекла. Некоторые растения были выращены в оранжерее и опылены пыльцой, взятой от другого растения; а одному растению, росшему совершенно отдельно в другой части оранжереи, была предоставлена возможность самоопыляться естественным путем. Полученные таким образом семена были помещены

Таблица XCVII

Zea mays

№ горшка	Перекрестно-опыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	23 4/8	17 3/8
	12	20 3/8
	21	20
II	22	20
	19 1/8	18 3/8
	21 4/8	18 5/8
III	22 1/8	18 5/8
	20 3/8	15 2/8
	18 2/8	16 4/8
	21 5/8	18
	23 2/8	16 2/8
IV	21	18
	22 1/8	12 6/8
	23	15 4/8
	12	18
Сумма высот в дюймах	302,88	263,63

* Гильдебранд замечает, что это растение кажется на первый взгляд приспособленным к самоопылению пыльцой от того же самого растения вследствие того, что мужские цветки расположены выше женских; но практически оно должно обычно опыляться пыльцой от другого растения, так как мужские цветки обыкновенно высыпают свою пыльцу раньше, чем созреют женские цветки (Hildebrand, «Monatsbericht der K. Akad. Berlin», октябрь 1872 г., стр. 743).

на влажный песок, и, когда они прорастали, парами одинакового возраста их сажали на противоположных сторонах четырех очень больших горшков; тем не менее, они были значительно скучены. Горшки содержались в теплице. Первый раз растения были измерены до верхушек своих листьев в то время, когда они имели в высоту лишь от 1 до 2 футов. Результаты приведены в таблице XCVII [стр. 458].

Пятнадцать перекрестноопыленных растений имели здесь в среднем в высоту 20,19 дюйма, а пятнадцать самоопыленных растений — 17,57, что дает отношение 100 : 87. М-р Гальтон дал графическое изображение упомянутых выше измерений, согласно методу, описанному во вводной главе, и к полученным таким образом кривым прибавил слова «очень хорошие».

Вскоре после этого одно из перекрестноопыленных растений в горшке I отмерло: другое сильно заболело и зачахло, а третье не достигло своей полной высоты. Все они, повидимому, были повреждены, вероятно, какой-то личинкой, подгрызавшей их корни. Вследствие этого все растения на обеих сторонах этого горшка были выброшены при последующих измерениях. Когда растения вполне выросли, они снова были измерены до верхушки наибольших листьев, и одиннадцать перекрестноопыленных растений имели теперь в среднем в высоту 68,1 дюйма, а одиннадцать самоопыленных растений 62,34 дюйма, что дает отношение 100 : 91. Во всех четырех горшках перекрестноопыленное растение цвело раньше какого-либо из самоопыленных; но три растения не цвели вовсе. Те, которые цвели, были также измерены до верхушек мужских цветков: девять перекрестноопыленных растений имели в среднем в высоту 66,51 дюйма, а девять самоопыленных растений — 61,59, что дает отношение 100 : 93.

Большое число этих же самых перекрестноопыленных и самоопыленных семян было посеяно в середине лета в открытый грунт двумя длинными рядами. Значительно меньшее число самоопыленных по сравнению с перекрестноопыленными растениями образовало цветы; но те растения, которые цвели, цвели почти одновременно.

Когда они вполне выросли, по десяти наиболее высоких растений в каждом ряду были отобраны и измерены до верхушек своих наиболее высоких листьев, а также и до верхушек своих мужских соцветий. Перекрестноопыленные имели в среднем до верхушек своих листьев 54 дюйма в высоту, а самоопыленные 44,65, что дает отношение 100 : 83, и до верхушек своих мужских соцветий они имели в среднем 53,96 и 43,45 дюйма в высоту, что дает отношение 100 : 80.[62]

Phalaris canariensis

Гильдебранд показал в статье, цитированной при описании предыдущего вида, что этот гермафродитный злак лучше приспособлен к перекрестному опылению, чем к самоопылению. Несколько растений было выращено в оранжерее в непосредственной близости друг от друга, и их цветки были взаимно перекрестно опылены.

Пыльца от одного растения, росшего совершенно отдельно, была собрана и нанесена на рыльца того же самого растения. Полученные таким образом семена были самоопыленными, так как они были опылены пыльцой от того же самого растения; но было бы чистой случайностью, если бы они опылились пыльцой и из того же самого цветка.

Обе группы семян, после того как они проросли на песке, были посажены парами на противоположных сторонах четырех горшков, которые содержались в оранжерее. Когда растения имели немного более фута в высоту, они были

измерены; перекрестноопыленные растения имели в среднем в высоту 13,38 дюйма, а самоопыленные 12,29, что дает отношение 100 : 92.

Когда растения были в полном цвету, они были снова измерены до вершин их стеблей. Результаты измерений приведены в нижеследующей таблице [XCVIII]:

Таблица XCVIII

Phalaris canariensis

№ горшка	Перекрестноопыленные растения	Самоопыленные растения
	Дюймы	Дюймы
I	$42^2/_8$	$41^2/_8$
	$39^6/_8$	$45^4/_8$
II	37	$31^6/_8$
	$49^4/_8$	$37^2/_8$
	29	$42^3/_8$
	37	$34^7/_8$
III	$37^6/_8$	28
	$35^4/_8$	28
	43	34
IV	$40^2/_8$	$35^1/_8$
	37	$34^4/_8$
Сумма высот в дюймах	428,00	392,63

Одиннадцать перекрестноопыленных растений имели теперь в среднем в высоту 38,9 дюйма, а одиннадцать самоопыленных растений 35,69, что дает отношение 100 : 92, т. е. то же отношение, что и раньше.

В отличие от того, что имело место у маиса, перекрестноопыленные растения, не цвели ранее самоопыленных и хотя обе группы цвели очень слабо вследствие того, что содержались в горшках в оранжерее, все же самоопыленные растения образовали двадцать восемь соцветий, тогда как перекрестноопыленные образовали только двадцать.

Теми же семенами были засеяны два длинных ряда на открытом воздухе и было обращено внимание на то, чтобы их посеять в приблизительно равном числе; но перекрестноопыленные семена, по сравнению с самоопыленными, дали гораздо большее количество растений. Вследствие этого самоопыленные растения были не так скучены, как перекрестноопыленные, и имели, таким образом, преимущество перед ними.

Когда они были в полном цвету, двенадцать наиболее высоких растений были тщательно отобраны из обоих рядов и измерены, как показано в следующей таблиц [XCIX]:

ТАБЛИЦА XCIX

Phalaris canariensis (растущий в открытом грунту)

Перекрестноопыленные растения, двенадцать наиболее высоких	Самоопыленные растения, двенадцать наиболее высоких
Дюймы	Дюймы
$34^1/_8$	$35^2/_8$
$35^7/_8$	$31^1/_8$
36	33
$35^5/_8$	32
$35^5/_8$	$31^5/_8$
$36^1/_8$	36
$36^6/_8$	33
$38^6/_8$	32
$36^2/_8$	$35^1/_8$
$35^5/_8$	$33^5/_8$
$34^1/_8$	$34^2/_8$
$34^5/_8$	35
Сумма высот в дюймах 429,5	402,0

Двенадцать перекрестноопыленных растений имеют здесь в среднем в высоту 35,78 дюйма, а двенадцать самоопыленных — 33,5 дюйма, что дает отношение 100 : 93. В этом случае перекрестноопыленные растения цвели несколько ранее самоопыленных и, таким образом, отличались от растений, росших в горшках.

ГЛАВА VII

ИТОГИ ИЗМЕРЕНИЯ ВЫСОТЫ И ВЕСА ПЕРЕКРЕСТНООПЫЛЕННЫХ И САМООПЫЛЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Число измеренных видов и растений. — Приведенные таблицы. — Предварительные замечания относительно потомства растений, скрещенных со свежей линией. — Тринадцать специально рассмотренных случаев. — Действие перекрестного опыления самоопыленного растения другим самоопыленным растением или перекрестноопыленным растением старой линии.— Итоги полученных результатов. — Предварительные замечания относительно перекрестноопыленных и самоопыленных растений одной и той же линии. — Двадцать шесть рассмотренных исключительных случаев, в которых перекрестноопыленные растения по высоте не сильно превосходили самоопыленные. — Показано, что большей частью эти случаи не являются действительными исключениями из правила, согласно которому перекрестное опыление оказывает благоприятное действие. — Краткое изложение полученных результатов. — Относительный вес перекрестноопыленных и самоопыленных растений.

Подробности, которые были приведены под заголовком, относящимся к каждому виду, столь многочисленны и запутаны, что является необходимым представить результаты в форме таблиц. В таблице А приводится число растений каждого вида, которые были получены от перекрестного опыления между особями одной и той же линии и из самоопыленных семян, вместе со средними высотами этих растений в зрелом или почти зрелом состоянии. В правом столбце показана средняя высота перекрестноопыленных растений по отношению к средней высоте самоопыленных, причем первая принята за 100. Чтобы пояснить это, полезно будет привести пример. В первом поколении Ipomoea были измерены шесть растений, происшедших от перекрестного опыления между двумя растениями, и их средняя высота равна 86,00 дюймам; были измерены шесть растений, происшедших из цветков на том же самом родительском растении и опыленных своей собственной пыльцой; их средняя высота равна 65,66 дюйма. Из этого следует, как показано в правом столбце, что, если среднюю высоту перекрестноопыленных растений принять за 100, то средняя высота самоопыленных растений будет равна 76. Этому же плану я следовал и в отношении всех других видов.

Перекрестноопыленные и самоопыленные растения обычно выращивались в горшках в условиях конкуренции друг с другом и всегда при настолько сходных условиях, каких только возможно было достигнуть. Однако иногда растения выращивались отдельными рядами в открытом

грунту. У многих видов перекрестноопыленные растения были снова опылены перекрестно, а самоопыленные — снова самоопылены, и таким образом были выращены и подвергнуты измерению последовательные поколения, как это можно видеть в таблице А. Вследствие того, что я поступал таким образом, перекрестноопыленные растения становились в позднейших поколениях более или менее близко родственными друг другу. Более поздние поколения Mimulus не включены [в таблицу], так как в этом случае новая высокая разновидность одна преобладала на одной стороне горшка, так что правильное сравнение между двумя сторонами [горшка] было далее невозможно. У Ipomoea разновидность «герой» была исключена почти по той же самой причине.

В таблице В приводится относительный вес перекрестноопыленных и самоопыленных растений для тех немногих случаев, когда последний определялся после того, как растения отцвели и были срезаны. Эти результаты, по моему мнению, более поразительны и являются более убедительными доказательствами конституциональной силы, чем результаты, выведенные на основании относительной высоты растений.

Наиболее важной таблицей является таблица С, так как она заключает в себе относительную высоту, вес и плодовитость растений, полученных от родителей, перекрестно опыленных свежей линией (т. е. неродственными растениями, росшими в иных условиях), либо другой подразновидностью, по сравнению с самоопыленными растениями, или, в немногих случаях, по сравнению с растениями той же самой старой линии, опылявшимися перекрестно на протяжении многих поколений. Относительная плодовитость растений, помещенных в этой и других таблицах, будет рассмотрена более полно в одной из следующих глав.

В этих трех таблицах [стр. 464—475] приведены результаты измерений пятидесяти семи видов, относящихся к 52-м родам и 30-ти крупным естественным семействам. Эти виды происходят из различных частей света. Число перекрестноопыленных растений, включая сюда растения, происшедшие от опыления между растениями одной и той же линии и от опыления между двумя разными линиями, составляет 1101, а число самоопыленных растений (включая сюда небольшое число растений таблицы С, происшедших от опыления между растениями той же самой старой линии) составляет 1076. За ростом этих растений велись наблюдения от момента прорастания семян до зрелости, и большинство из них было измерено дважды, а некоторые трижды. Различные предосторожности, принятые во избежание того, чтобы одна из групп не попала ненадлежащим образом в лучшие условия, были описаны во вводной главе. Принимая в соображение все эти обстоятельства, следует думать, что мы имеем надежное основание судить о сравнительном действии перекрестного опыления и самоопыления на рост потомства.

Удобнее всего будет рассмотреть сперва результаты, представленные в табл. С, так как при этом представляется возможность попутно обсудить некоторые важные пункты. Если читатель взглянет на правый столбец этой таблицы, то он с первого взгляда увидит, какое необычайное превосходство по высоте, весу и плодовитости имеют растения, происшедшие от опыления свежей линией или другой подразновидностью, над самоопыленными растениями, так же как и над опыленными перекрестно между собой растениями той же самой старой линии.

Таблица А

Относительная высота растений, полученных путем перекрестного опыления их родителей пыльцой других растений той же самой линии и путем самоопыления

Наименование растений	Число измеренных перекрестноопыленных растений	Средняя высота перекрестноопыленных растений в дюймах	Число измеренных самоопыленных растений	Средняя высота самоопыленных растений в дюймах	Средняя высота перекрестноопыленных растений по отношению к средней высоте самоопыленных, причем первая принята за 100
Ipomoea purpurea 1-е поколение . . .	6	86,0	6	65,66	как 100 к 76
» » 2-е » . . .	6	84,16	6	66,33	» 100 » 79
» » 3-е » . . .	6	77,41	6	52,83	» 100 » 68
» » 4-е » . . .	7	69,78	7	60,14	» 100 » 86
» » 5-е » . . .	6	82,54	6	62,33	» 100 » 75
» » 6-е » . . .	6	87,50	6	63,16	» 100 » 72
» » 7-е » . . .	9	83,94	9	68,25	» 100 » 81
» » 8-е » . . .	8	113,25	8	96,65	» 100 » 85
» » 9-е » . . .	14	81,39	14	64,07	» 100 » 79
» » 10-е » . . .	5	93,70	5	50,40	» 100 » 54
Число и средняя высота всех растений десяти поколений	73	85,84	73	66,02	» 100 » 77
Mimulus luteus — три первых поколения до того, как появилась новая и более высокая самоопыленная разновидность	10	8,19	10	5,29	» 100 » 65
Digitalis purpurea	16	51,33	8	35,87	» 100 » 70
Calceolaria (обыкновенная оранжерейная разновидность)	1	19,50	1	15,00	» 100 » 77
Linaria vulgaris	3	7,08	3	5,75	» 100 » 81
Verbascum thapsus	6	65,34	6	56,60	» 100 » 86
Vandellia nummularifolia — перекрестно- и самоопыленные растения, полученные из совершенных цветков	20	4,30	20	4,27	» 100 » 99
Vandellia nummularifolia — перекрестно- и самоопыленные растения, полученные из совершенных цветков; второй опыт, растения густого посева	24	3,60	24	3,38	» 100 » 94
Vandellia nummularifolia — перекрестноопыленные растения, полученные из совершенных цветков, и самоопыленные растения, полученные из клейстогамных цветков	20	4,30	20	4,06	» 100 » 94
Gesneria pendulina	8	32,06	8	29,14	» 100 » 90
Salvia coccinea	6	27,85	6	21,16	» 100 » 76
Origanum vulgare	4	20,00	4	17,12	» 100 » 86

Таблица А — *продолжение*

Наименование растений	Число измеренных перекрестноопыленных растений	Средняя высота перекрестноопыленных растений в дюймах	Число измеренных самоопыленных растений	Средняя высота самоопыленных растений в дюймах	Средняя высота перекрестноопыленных растений по отношению к средней высоте самоопыленных, причем первая принята за 100
Thunbergia alata . . .	6	60,00	6	65,00	как 100 к 108
Brassica oleracea	9	41,08	9	39,00	» 100 » 95
Iberis umbellata — самоопыленные растения 3-го поколения	7	19,12	7	16,39	» 100 » 86
Papaver vagum	15	21,91	15	19,54	» 100 » 89
Eschscholtzia californica — английская линия, 1-е поколение	4	29,68	4	25,56	» 100 » 86
Eschscholtzia californica — английская линия, 2-е поколение	11	32,47	11	32,81	» 100 » 101
Eschscholtzia californica — бразильская линия, 1-е поколение	14	44,64	14	45,12	» 100 » 101
Eschscholtzia californica — бразильская линия, 2-е поколение	18	43,38	19	50,30	» 100 » 116
Eschscholtzia californica — средняя высота и число всех растений	47	40,03	48	42,72	» 100 » 107
Reseda lutea — выращенная в горшках	24	17,17	24	14,61	» 100 » 85
Reseda lutea — выращенная в открытом грунту	8	28,09	8	23,14	» 100 » 82
Reseda odorata — самоопыленные семена от очень самофертильного растения, выращенного в горшках . . .	19	27,48	19	22,55	» 100 » 82
Reseda odorata — самоопыленные семена от очень самофертильного растения, выращенного в открытом грунту	8	25,76	8	27,09	» 100 » 105
Reseda odorata — самоопыленные семена от полусамостерильного растения, выращенного в горшках	20	29,98	20	27,71	» 100 » 92
Reseda odorata — самоопыленные семена от полусамостерильного растения, выращенного в открытом грунту	8	25,92	8	23,54	» 100 » 90
Viola tricolor	14	5,58	14	2,37	» 100 » 42
Adonis aestivalis	4	14,25	4	14,31	» 100 » 100
Delphinium consolida	6	14,95	6	12,50	» 100 » 84
Viscaria oculata	15	34,50	15	33,55	» 100 » 97
Dianthus caryophyllus — открытый грунт, приблизительно	6?	28?	6?	24?	» 100 » 86
Dianthus caryophyllus — 2-е поколение, в горшках, в условиях густого посева	2	16,75	2	9,75	» 100 » 58

Таблица А — *продолжение*

Наименование растений	Число измеренных перекрестноопыленных растений	Средняя высота перекрестноопыленных растений в дюймах	Число измеренных самоопыленных растений	Средняя высота самоопыленных растений в дюймах	Средняя высота перекрестноопыленных растений по отношению к средней высоте самоопыленных, причем первая принята за 100
Dianthus caryophyllus — 3-е поколение, в горшках	8	28,39	8	28,21	как 100 к 99
Dianthus caryophyllus — потомство растения 3-го самоопыленного поколения, опыленного перекрестноопыленными между собой растениями 3-го поколения, по сравнению с растениями 4-го самоопыленного поколения	15	28,00	10	26,55	» 100 » 95
Dianthus caryophyllus — число и средний вес всех растений Dianthus	31	27,37	26	25,18	» 100 » 92
Hibiscus africanus	4	13,25	4	14,43	» 100 » 109
Pelargonium zonale	7	22,35	7	16,62	» 100 » 74
Tropaeolum minus	8	58,43	8	46,00	» 100 » 79
Limnanthes douglasii	16	17,46	16	13,85	» 100 » 79
Lupinus luteus — 2-е поколение	8	30,78	8	25,21	» 100 » 82
Lupinus pilosus — растение двух поколений	2	35,50	3	30,50	» 100 » 86
Phaseolus multiflorus	5	86,00	5	82,35	» 100 » 96
Pisum sativum	4	34,62	4	39,68	» 100 » 115
Sarothamnus scoparius — небольшие сеянцы	6	2,91	6	1,33	» 100 » 46
Sarothamnus scoparius — три оставшихся на каждой стороне живых растения после произрастания на протяжении трех лет		18,91		11,83	» 100 » 63
Ononis minutissima	2	19,81	2	17,37	» 100 » 88
Clarkia elegans	4	33,50	4	27,62	» 100 » 82
Bartonia aurea	8	24,62	8	26,31	» 100 » 107
Passiflora gracilis	2	49,00	2	51,00	» 100 » 104
Apium petroselinum	?	Не измерялся	?	Не измерялся	» 100 » 100
Scabiosa atro-purpurea	4	17,12	4	15,37	» 100 » 90
Lactuca sativa — растения двух поколений	7	19,43	6	16,00	» 100 » 82
Specularia speculum	4	19,28	4	18,93	» 100 » 98
Lobelia ramosa — 1-е поколение	4	22,25	4	18,37	» 100 » 82
Lobelia ramosa — 2-е поколение	3	23,33	3	19,00	» 100 » 81
Lobelia fulgens — 1-е поколение	2	34,75	2	44,25	» 100 » 127

Таблица А — *продолжение*

Наименование растений	Число измеренных перекрестноопыленных растений	Средняя высота перекрестноопыленных растений в дюймах	Число измеренных самоопыленных растений	Средняя высота самоопыленных растений в дюймах	Средняя высота перекрестноопыленных растений по отношению к средней высоте самоопыленных, причем первая принята за 100
Lobelia fulgens — 2-е поколение . . .	23	29,82	23	27,10	как 100 к 91
Nemophila insignis — растения, выросшие наполовину	12	11,10	12	5,45	» 100 » 49
Nemophila insignis — те же растения, вполне выросшие		33,28		19,90	» 100 » 60
Borago officinalis	4	20,68	4	21,18	» 100 » 102
Nolana prostrata	5	12,75	5	13,40	» 100 » 105
Petunia violacea — 1-е поколение . . .	5	30,80	5	26,00	» 100 » 84
Petunia violacea — 2-е поколение . . .	4	40,50	6	26,25	» 100 » 65
Petunia violacea — 3-е поколение . . .	8	40,96	8	53,87	» 100 » 131
Petunia violacea — 4-е поколение . . .	15	46,79	14	32,39	» 100 » 69
Petunia violacea — 4-е поколение от другого родителя	13	44,74	13	26,87	» 100 » 60
Petunia violacea — 5-е поколение . . .	22	54,11	21	33,23	» 100 » 61
Petunia violacea — 5-е поколение в открытом грунту	10	38,27	10	23,31	» 100 » 61
Petunia violacea — число и средняя высота всех растений Petunia в горшках	67	46,53	67	33,12	» 100 » 71
Nicotiana tabacum — 1-е поколение . .	4	18,50	4	32,75	» 100 » 178
Nicotiana tabacum — 2-е поколение . .	9	53,84	7	51,78	» 100 » 96
Nicotiana tabacum — 3-е поколение . .	7	95,25	7	79,60	» 100 » 83
Nicotiana tabacum — 3-е поколение, но полученное от другого растения . .	7	70,78	9	71,30	» 100 » 101
Nicotiana tabacum — число и средняя высота всех растений Nicotiana . . .	27	63,73	27	61,31	» 100 » 96
Cyclamen persicum	8	9,49	8?	7,50	» 100 » 79
Anagallis collina	6	42,20	6	33,35	» 100 » 69
Primula sinensis — диморфный вид . .	8	9,01	8	9,03	» 100 » 100
Fagopyrum esculentum — диморфный вид	15	38,06	15	26,13	» 100 » 69
Beta vulgaris — в горшках	8	34,09	8	29,81	» 100 » 87
Beta vulgaris — в открытом грунту . .	8	30,92	8	30,70	» 100 » 99
Canna warscewiczi — растения трех поколений	34	35,98	34	36,39	» 100 » 101
Zea mays — в горшках, измеренные в молодом возрасте до верхушек листьев	15	20,19	15	17,57	» 100 » 87

Таблица А — *окончание*

Наименование растений	Число измеренных перекрестноопыленных растений	Средняя высота перекрестноопыленных растений в дюймах	Число измеренных самоопыленных растений	Средняя высота самоопыленных растений в дюймах	Средняя высота перекрестноопыленных растений по отношению к средней высоте самоопыленных, причем первая принята за 100
Zea mays — во вполне взрослом состоянии, после гибели некоторых из растений, измеренные до верхушек листьев		68,10		62,34	как 100 к 91
Zea mays — во вполне взрослом состоянии, после гибели некоторых из растений, измеренные до верхушек соцветий		66,51		61,59	» 100 » 93
Zea mays — выращенные в открытом грунту, измеренные до верхушек листьев	10	54,00	10	44,55	» 100 » 83
Zea mays — выращенные в открытом грунту, измеренные до верхушек соцветий		53,96		43,45	» 100 » 80
Phalaris canariensis — в горшках	11	38,90	11	35,69	» 100 » 92
Phalaris canariensis — в открытом грунту	12	35,78	12	33,50	» 100 » 93

Таблица В

Относительный вес растений, происшедших от родителей, опыленных пыльцой от других растений той же самой линии, и растений самоопыленных

Наименование растений	Число перекрестноопыленных растений	Число самоопыленных растений	Вес перекрестноопыленных растений принят за 100
Ipomoea purpurea — растения 10-го поколения	6	6	как 100 к 44
Vandellia nummularifolia — 1-е поколение	41	41	» 100 » 97
Brassica oleracea — 1-е поколение	9	9	» 100 » 37
Eschscholtzia californica — растения 2-го поколения	19	19	» 100 » 118
Reseda lutea — 1-е поколение, выращенное в горшках	24	24	» 100 » 21
Reseda lutea — 1-е поколение, выращенное в открытом грунту	8	8	» 100 » 40
Reseda odorata — 1-е поколение, происшедшее от очень самофертильного растения, выращенное в горшках	19	19	» 100 » 67
Reseda odorata — 1-е поколение, происшедшее от полустерильного растения, выращенное в горшках	20	20	» 100 » 99
Dianthus caryophyllus — растения 3-го поколения	8	8	» 100 » 49
Petunia violacea — растения 5-го поколения, в горшках	22	21	» 100 » 22
Petunia violacea — растения 5-го поколения, в открытом грунту	10	10	» 100 » 36

Таблица С

Относительная высота, вес и плодовитость растений, происшедших от родителей, скрещенных со свежей линией, и от родителей самоопыленных, либо опыленных перекрестно растениями той же самой линии

Наименование растений и род опытов	Число растений, полученных от скрещивания со свежей линией	Средняя высота в дюймах *	Число растений, полученных от самоопыления или от перекрестного опыления между растениями той же линии	Средняя высота в дюймах *	Высота, вес и плодовитость растений, происшедших от скрещивания со свежей линией, приняты за 100
Ipomoea purpurea — потомство растений, скрещивавшихся между собой перекрестно на протяжении девяти поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 10-го перекрестноопыленного между собой поколения	19	84,03	19	65,78	как 100 к 78
Ipomoea purpurea — потомство растений, перекрестно опылявшихся между собой на протяжении девяти поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 10-го перекрестноопыленного между собой поколения, в отношении плодовитости	—	—	—	—	» 100 » 51
Mimulus luteus — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении восьми поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 9-го самоопыленного поколения	28	21,62	19	10,44	» 100 » 52
Mimulus luteus — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении восьми поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 9-го самоопыленного поколения, в отношении плодовитости	—	—	—	—	» 100 » 3
Mimulus luteus — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении восьми поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с потомством растения, самоопылявшегося на протяжении восьми поколений, а затем скрещенного с другим самоопыленным растением того же самого поколения	28	21,62	27	12,20	» 100 » 56

* [В тексте английского издания в заголовках 3 и 5 столбцов таблицы С ошибочно напечатано: «Средняя высота в дюймах и вес». — *Ред.*]

Таблица C — *продолжение*

Наименование растений и род опытов	Число растений, полученных от скрещивания со свежей линией	Средняя высота в дюймах	Число растений, полученных от самоопыления или от перекрестного опыления между растениями той же линии	Средняя высота в дюймах	Высота, вес и плодовитость растений, происшедших от скрещивания со свежей линией, приняты за 100
Mimulus luteus — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении восьми поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с потомством растения, самоопылявшегося на протяжении восьми поколений, а затем скрещенного с другим самоопыленным растением того же самого поколения, в отношении плодовитости	—	—	—	—	как 100 к 4
Brassica oleracea — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении двух поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 3-го самоопыленного поколения, в отношении веса	6	—	6	—	» 100 » 22
Iberis umbellata — потомство от английской разновидности, опыленной несколько отличающейся алжирской разновидностью, по сравнению с самоопыленным потомством английской разновидности	30	17,34	29	15,51	» 100 » 89
Iberis umbellata — потомство от английской разновидности, опыленной несколько отличающейся алжирской разновидностью, по сравнению с самоопыленным потомством английской разновидности, в отношении плодовитости	—	—	—	—	» 100 » 75
Eschscholtzia californica — потомство бразильской линии, опыленной английской линией, по сравнению с растениями бразильской линии второго самоопыленного поколения	19	45,92	19	50,30	» 100 » 109
Eschscholtzia californica — потомство бразильской линии, опыленной английской линией, по сравнению с растениями бразильской линии 2-го самоопыленного поколения, в отношении веса	—	—	—	—	» 100 » 118
Eschscholtzia californica — потомство бразильской линии, опыленной английской линией, по сравнению с растениями бразильской линии 2-го самоопыленного поколения, в отношении плодовитости	—	—	—	—	» 100 » 40

Таблица С — *продолжение*

Наименование растений и род опытов	Число растений, полученных от скрещивания со свежей линией	Средняя высота в дюймах	Число растений, полученных от самоопыления или от перекрестного опыления между растениями той же линии	Средняя высота в дюймах	Высота, вес и плодовитость растений, происшедших от скрещивания со свежей линией, приняты за 100
Eschscholtzia californica — потомство бразильской линии, опыленной английской линией, по сравнению с растениями бразильской линии 2-го перекрестноопыленного между собой поколения, в отношении высоты	19	45,92	18	43,38	как 100 к 94
Eschscholtzia californica — потомство бразильской линии, опыленной английской линией, по сравнению с растениями бразильской линии 2-го перекрестноопыленного между собой поколения, в отношении веса	—	—	—	—	» 100 » 100
Eschscholtzia californica — потомство бразильской линии, опыленной английской линией, по сравнению с растениями бразильской линии 2-го перекрестноопыленного между собой поколения, в отношении плодовитости	—	—	—	—	» 100 » 45
Dianthus caryophyllus — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении трех поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 4-го самоопыленного поколения	16	32,82	10	26,55	» 100 » 100
Dianthus caryophyllus — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении трех поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 4-го самоопыленного поколения, в отношении плодовитости	—	—	—	—	» 100 » 33
Dianthus caryophyllus — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении трех поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с потомством растений, самоопылявшихся на протяжении трех поколений, а затем опыленных растениями 3-го перекрестноопыленного между собой поколения	16	32,82	15	28,00	» 100 » 85
Dianthus caryophyllus — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении трех поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с потомством растений, самоопылявшихся на протяжении трех поколений, а затем опыленных растениями 3-го перекрестноопыленного между собой поколения, в отношении плодовитости	—	—	—	—	» 100 » 45

Таблица С — *продолжение*

Наименование растений и род опытов	Число растений, полученных от скрещивания со свежей линией	Средняя высота в дюймах	Число растений, полученных от самоопыления или от перекрестного опыления между растениями той же линии	Средняя высота в дюймах	Высота, вес и плодовитость растений, происшедших от скрещивания со свежей линией, приняты за 100
Pisum sativum — потомство от скрещивания между близко родственными разновидностями по сравнению с самоопыленным потомством одной из разновидностей или с перекрестноопыленными между собой растениями этой же самой линии	?	—	?	—	как 100 к 60 до 75
Lathyrus odoratus — потомство от двух разновидностей, отличающихся лишь окраской цветков, по сравнению с самоопыленным потомством одной из разновидностей, в 1-м поколении	2	79,25	2	63,75	как 100 к 80
Lathyrus odoratus — потомство от двух разновидностей, отличающихся лишь окраской цветков, по сравнению с самоопыленным потомством одной из разновидностей, во 2-м поколении	6	62,91	6	55,31	» 100 » 88
Petunia violacea — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении четырех поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 5-го самоопыленного поколения, в отношении высоты	21	50,05	21	33,23	» 100 » 66
Petunia violacea — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении четырех поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 5-го самоопыленного поколения, в отношении веса	—	—	—	—	» 100 » 23
Petunia violacea — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении четырех поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 5-го самоопыленного поколения, росшего в открытом грунту, в отношении высоты . . .	10	36,67	10	23,31	» 100 » 63
Petunia violacea — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении четырех поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 5-го самоопыленного поколения, росшего в открытом грунту, в отношении веса	—	—	—	—	» 100 » 53

Таблица С — *продолжение*

Наименование растений и род опытов	Число растений, полученных от скрещивания со свежей линией	Средняя высота в дюймах	Число растений, полученных от самоопыления или от перекрестного опыления между растениями той же линии	Средняя высота в дюймах	Высота, вес и плодовитость растений, происшедших от скрещивания со свежей линией, приняты за 100
Petunia violacea — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении четырех поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 5-го самоопыленного поколения, росшего в открытом грунту, в отношении плодовитости	—	—	—	—	как 100 к 46
Petunia violacea — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении четырех поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 5-го перекрестноопыленного между собой поколения, в отношении высоты	21	50,05	22	54,11	» 100 » 108
Petunia violacea — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении четырех поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 5-го перекрестноопыленного между собой поколения, в отношении веса	—	—	—	—	» 100 » 101
Petunia violacea — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении четырех поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 5-го перекрестноопыленного между собой поколения, росшего в открытом грунту, в отношении высоты	10	36,67	10	38,27	» 100 » 104
Petunia violacea — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении четырех поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 5-го перекрестноопыленного между собой поколения, росшего в открытом грунту, в отношении веса	—	—	—	—	» 100 » 146
Petunia violacea — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении четырех поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с растениями 5-го перекрестноопыленного между собой поколения, росшего в открытом грунту, в отношении плодовитости	—	—	—	—	» 100 » 54

Таблица С — *продолжение*

Наименование растений и род опытов	Число растений, полученных от скрещивания со свежей линией	Средняя высота в дюймах	Число растений, полученных от самоопыления или от перекрестного опыления между растениями той же линии	Средняя высота в дюймах	Высота, вес и плодовитость растений, происшедших от скрещивания со свежей линией, приняты за 100
Nicotiana tabacum — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении трех поколений, а затем опыленных несколько отличающейся разновидностью, по сравнению с растениями 4-го самоопыленного поколения, росшего в горшках в условиях не особенно густого посева, в отношении высоты	26	63,29	26	41,67	как 100 к 66
Nicotiana tabacum — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении трех поколений, а затем опыленных несколько отличающейся разновидностью, по сравнению с растениями 4-го самоопыленного поколения, росшего в горшках в условиях очень густого посева, в отношении высоты	12	31,53	12	17,21	» 100 » 54
Nicotiana tabacum — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении трех поколений, а затем опыленных несколько отличающейся разновидностью, по сравнению с растениями 4-го самоопыленного поколения, росшего в горшках в условиях очень густого посева, в отношении веса	—	—	—	—	» 100 » 37
Nicotiana tabacum — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении трех поколений, а затем опыленных несколько отличающейся разновидностью, по сравнению с растениями 4-го самоопыленного поколения, росшего в открытом грунту, в отношении высоты	20	48,74	20	35,20	» 100 » 72
Nicotiana tabacum — потомство растений, самоопылявшихся на протяжении трех поколений, а затем опыленных несколько отличающейся разновидностью, по сравнению с растениями 4-го самоопыленного поколения, росшего в открытом грунту, в отношении веса	—	—	—	—	» 100 » 63
Anagallis collina — потомство от красной разновидности, опыленной синей разновидностью, по сравнению с самоопыленным потомством красной разновидности	3	27,62	3	18,21	» 100 » 66

Таблица С — *окончание*

Наименование растений и род опытов	Число растений, полученных от скрещивания со свежей линией	Средняя высота в дюймах	Число растений, полученных от самоопыления или от перекрестного опыления между растениями той же линии	Средняя высота в дюймах	Высота, вес и плодовитость растений, происшедших от скрещивания со свежей линией, приняты за 100
Anagallis collina — потомство красной разновидности, опыленной синей разновидностью, по сравнению с самоопыленным потомством красной разновидности, в отношении плодовитости	—	—	—	—	как 100 к 6
Primula veris — потомство от длинностолбчатых растений 3-го иллегитимного поколения, опыленного свежей линией, по сравнению с растениями 4-го иллегитимного и самоопыленного поколения	8	7,03	8	3,21	» 100 » 46
Primula veris — потомство длинностолбчатых растений 3-го иллегитимного поколения, опыленного свежей линией, по сравнению с растениями 4-го иллегитимного и самоопыленного поколения, в отношении плодовитости	—	—	—	—	» 100 » 5
Primula veris — потомство от длинностолбчатых растений 3-го иллегитимного поколения, опыленного свежей линией, по сравнению с растениями 4-го иллегитимного и самоопыленного поколения, в отношении плодовитости в следующем году	—	—	—	—	» 100 » 3,5
Primula veris (равностолбчатая красноцветковая разновидность) — потомство от растений, самоопылявшихся на протяжении двух поколений, а затем опыленных другой разновидностью, по сравнению с растениями 3-го самоопыленного поколения	3	8,66	3	7,33	» 100 » 85
Primula veris (равностолбчатая красноцветковая разновидность) — потомство от растений, самоопылявшихся на протяжении двух поколений, а затем опыленных другой разновидностью, по сравнению с растениями 3-го самоопыленного поколения, в отношении плодовитости	—	—	—	—	» 100 » 11

Здесь имеются только два исключения из этого правила, и оба они едва ли реальны. В случае с Eschscholtzia превосходство ограничивается плодовитостью. В случае же с Petunia, несмотря на то, что растения, происшедшие от опыления свежей линией, имели огромное превосходство по высоте, весу и плодовитости над самоопыленными растениями,

они были превзойдены перекрестноопыленными между собой растениями той же самой старой линии в отношении высоты и веса, но не в отношении плодовитости. Однако было показано, что превосходство этих перекрестноопыленных растений по высоте и весу не является, по всей вероятности, реальным, так как если бы обеим группам растений была дана возможность расти еще один месяц, то почти наверное растения от опыления свежей линией одержали бы во всех отношениях верх над растениями, перекрестноопыленными между собой.

Прежде чем детально рассматривать различные случаи, представленные в таблице С, следует сделать несколько предварительных замечаний. Имеются самые очевидные доказательства, как мы сейчас увидим, что преимущества, проистекающие от перекрестного опыления, целиком зависят от того, что растения несколько отличаются друг от друга по конституции, и что невыгоды, проистекающие от самоопыления, зависят от того, что два родителя, которые объединены в одном и том же гермафродитном цветке, имеют близко сходную конституцию. Известная степень дифференциации в половых элементах является, повидимому, совершенно необходимой для полной плодовитости родителей и для полной силы потомства. Все особи одного и того же вида, даже те, которые возникают в природных условиях, несколько отличаются друг от друга, хотя часто и очень незначительно, по внешним признакам и, вероятно, по конституции. Это положение, очевидно, вполне применимо к разновидностям одного и того же вида, поскольку дело касается внешних признаков, и большое количество доказательств может быть выдвинуто в пользу того, что обычно разновидности несколько различаются по конституции. Едва ли может возникать сомнение в том, что всякого рода различия между особями и разновидностями одного и того же вида зависят в значительной мере и, как я думаю, исключительно от того, что их прародители подвергались действию различных условий, хотя условия, действию которых подвергаются особи одного и того же вида в природной обстановке, часто ошибочно представляются нам одинаковыми.[63] Так, например, особи, растущие вместе, по необходимости подвергаются действию одного и того же климата, и они представляются нам, на первый взгляд, подвергающимися в точности одним и тем же условиям, но это едва ли может иметь место, за исключением того необыкновенного случая, когда каждая особь окружена другими сортами растений, находящимися между собой в точности в одном и том же количественном соотношении, так как окружающие растения поглощают неодинаковые количества различных веществ из почвы и таким образом в сильной степени воздействуют на питание и даже на жизнь особей того или другого отдельного вида. Последние будут также затеняться и иным образом испытывать на себе действие природных особенностей окружающих их растений. Кроме того, семена часто лежат в земле в покоящемся состоянии, и те из них, которые всходят в том или ином году, часто созревают в весьма различные сезоны. Семена далеко рассеиваются различными способами, и некоторые из семян иногда приносятся из далеко отстоящих мест, где их родители росли при несколько отличных условиях; растения, возникающие из таких семян, будут скрещиваться со старыми обитателями, смешивая таким образом свои конституциональные особенности во всех возможных количественных отношениях.

Растения, когда они впервые попадают в культуру, даже у себя на родине не могут не подвергаться сильно измененным жизненным условиям, в особенности потому, что они растут при этом на расчищенной почве и не должны конкурировать со многими или вообще с какими-либо окружающими растениями. Таким образом, они получают возможность поглощать все, что им требуется из того, что содержится в почве. Часто новые семена доставляются из отдаленных садов, в которых родительские растения подвергались иным условиям. Культурные растения, как и растения в природных условиях, часто опыляются между собой перекрестно и будут таким образом смешивать свои конституциональные особенности. С другой стороны, пока особи какого-либо вида культивируются в одном и том же саду, они, очевидно, будут подвергаться более однородным условиям, чем растения, находящиеся в природных условиях, так как особи рассматриваемого вида не поставлены в необходимость конкурировать с различными окружающими их видами. Семена, посеянные в саду в одно и то же время, обыкновенно созревают в одно и то же время года и на одном и том же месте; и в этом отношении они сильно отличаются от семян, высеваемых самой природой. Некоторые чужеземные растения не посещаются на их новой родине насекомыми, свойственными их первоначальной родине, и поэтому не опыляются перекрестно; это является, повидимому, в высшей степени важным фактором в приобретении особями однородности конституции.

В моих опытах особенно большое внимание уделялось тому, чтобы в каждом поколении все перекрестноопыленные и самоопыленные растения находились в одних и тех же условиях. Это нельзя понимать в таком смысле, что условия были абсолютно одними и теми же, так как более сильные особи должны были отнимать пищу от более слабых, равно как и воду, как только земля в горшках становилась сухой; растения обеих групп на одной стороне горшка должны были получать несколько больше света, чем растения этих же групп на другой стороне. В следовавших друг за другом поколениях растения подвергались несколько различным условиям, так как времена года [разных лет] неизбежно отличались друг от друга, а растения выращивались иногда в различные времена года. Но так как все растения держались под стеклом, то они подвергались гораздо менее внезапным и сильным колебаниям температуры и влажности, чем те, которым подвергаются растения, растущие на воле. Что касается перекрестноопыленных между собой растений, то их первоначальные родители, которые не были родственны между собой, почти наверное должны были несколько отличаться друг от друга по конституции, и подобные конституциональные особенности должны были различным образом смешиваться друг с другом в каждом последующем перекрестноопыленном поколении, в некоторых случаях усиливаясь, но чаще нейтрализуясь в большей или меньшей степени, а иногда снова возрождаясь благодаря реверсии, совершенно так же, как это, как мы знаем, происходит с внешними признаками скрещенных видов и разновидностей. У растений, которые подвергались самоопылению на протяжении последовательных поколений, этот последний важный источник некоторого различия конституции должен был быть полностью устранен, и половые элементы, образованные одним и тем же цветком, должны были развиваться при почти одинаковых условиях, какие только возможно себе представить.

В таблице С перекрестноопыленные растения являются потомством от опыления свежей линией или другой разновидностью; они были поставлены в условия конкуренции с самоопыленными растениями или же с перекрестноопыленными между собой растениями той же самой старой линии. Под термином «свежая линия» я разумею неродственное растение, прародители которого выращивались на протяжении нескольких поколений в другом саду и подвергались, следовательно, несколько отличным условиям. В случае Nicotiana, Iberis, красной разновидности Primula, обыкновенного гороха, и, быть может, Anagallis, растения, которые опылялись перекрестно, можно классифицировать как хорошо различимые разновидности или подразновидности одного и того же вида; но у Ipomoea, Mimulus, Dianthus и Petunia растения, подвергавшиеся перекрестному опылению, различались между собой исключительно по окраске своих цветков, и так как бо́льшая часть растений, выращенных из одной и той же порции покупных семян, варьировала таким образом, то эти различия можно считать за чисто индивидуальные. Сделав эти предварительные замечания, мы рассмотрим теперь детально различные случаи, представленные в таблице С и вполне заслуживающие того, чтобы их рассмотреть подробно.[64]

(1) *Ipomoea purpurea.*— Растения, росшие в одних и тех же горшках и подвергавшиеся в каждом поколении одним и тем же условиям, перекрестно опылялись между собой на протяжении девяти последовательных поколений. Эти перекрестно опылявшиеся между собой растения становились, таким образом, в более поздних поколениях в большей или меньшей степени родственными друг другу. Цветки растений девятого перекрестноопыленного между собой поколения были опылены пыльцой, взятой от свежей линии, и этим путем были получены сеянцы. Другие цветки на этих же самых перекрестноопыленных растениях были опылены пыльцой, взятой от другого перекрестноопыленного растения, и дали начало сеянцам десятого перекрестноопыленного поколения. Эти две группы сеянцев были выращены в условиях конкуренции друг с другом и сильно отличались друг от друга по высоте и плодовитости, ибо потомство от опыления свежей линией превосходило по высоте перекрестноопыленные между собой растения в отношении 100 : 78; это, примерно, та же самая степень превосходства, какую обнаружили перекрестноопыленные растения над самоопыленными во всех десяти поколениях, взятых вместе, и выражавшаяся отношением 100 : 77. Растения, полученные от скрещивания со свежей линией, сильно превосходили также перекрестно опылявшиеся между собой растения и по плодовитости, именно — давая отношение 100 : 51, о чем можно было судить по относительному весу семенных коробочек, образованных равным числом растений обеих групп, причем обе группы были предоставлены опылению в естественных условиях. Следует особенно заметить, что ни одно из растений той и другой группы не являлось продуктом самоопыления. Наоборот, перекрестноопылявшиеся между собой растения, несомненно, опылялись перекрестно на протяжении последних десяти поколений и, вероятно, на протяжении всех предшествовавших поколений, как мы можем заключить на основании строения цветков и частоты посещений цветков шмелями. Таким же образом дело должно было обстоять и с родительскими растениями свежей линии. Вся большая разница в высоте и плодовитости между

двумя группами должна быть приписана тому, что одна из них является продуктом перекрестного опыления пыльцой свежей линии, а другая — продуктом перекрестного опыления между растениями той же самой старой линии.

Этот вид дает нам еще и другой интересный случай. В первых пяти поколениях, в которых перекрестноопыленные и самоопыленные растения ставились в условия конкуренции друг с другом, каждое единичное перекрестноопыленное растение одержало верх над соответствующим ему самоопыленным растением противоположной стороны, за исключением одного случая, при котором оба растения были равны по высоте. Но в шестом поколении появилось растение, названное мною «героем», замечательное по своей большой высоте и повышенной самофертильности и передавшее свои признаки трем ближайшим поколениям. Дети «героя» были снова подвергнуты самоопылению, дав восьмое самоопыленное поколение, и были также перекрестно опылены между собою; но это перекрестное опыление между растениями, которые подвергались действию одних и тех же условий и самоопылялись на протяжении семи предшествующих поколений, не дало ни малейшей выгоды, так как полученные от перекрестного опыления между собой внуки [«героя»] были в действительности ниже, чем внуки, полученные путем самоопыления, — отношение 100 : 107. Мы видим здесь, что сам по себе акт перекрестного опыления между двумя разными растениями не оказывает благоприятного действия на потомство. Этот случай является почти обратным описанному в последнем параграфе, в котором потомство получило столь большую выгоду от перекрестного опыления свежей линией. Сходный опыт был произведен с потомками «героя» в следующем поколении и с таким же самым результатом. Но на этот опыт нельзя вполне полагаться вследствие чрезвычайно болезненного состояния растений. Этому же самому серьезному сомнению подвержен и результат того опыта, при котором даже опыление свежей линией не отразилось благоприятно на внуках «героя», и если это действительно имело место, то это является самой большой аномалией, какую я наблюдал на протяжении всех моих опытов.

(2) *Mimulus luteus.* — В течение трех первых поколений перекрестноопыленные между собой растения, взятые вместе, превосходили по высоте взятые вместе самоопыленные в отношении 100 : 65, а по плодовитости в еще большей степени. В четвертом поколении начала преобладать, особенно среди самоопыленных растений, новая разновидность, которая имела, по сравнению со старыми разновидностями, более высокий рост и более белые и более крупные цветки, чем старые разновидности. Эта разновидность передавала по наследству свои признаки с замечательной правильностью, так что в более поздних самоопыленных поколениях все растения принадлежали к этой разновидности. В результате этого самоопыленные растения значительно превосходили по высоте перекрестноопыленные. Так, в седьмом поколении перекрестноопыленные между собой растения относились по высоте к самоопыленным как 100 : 137. Еще более замечателен тот факт, что самоопыленные растения шестого поколения стали намного более плодовитыми, чем перекрестноопыленные, судя по числу коробочек, образовавшихся естественным путем, — отношение 147 : 100. Эта разновидность, появившаяся, как мы видели, среди растений пятого самоопыленного поколения, напоминает по всем своим конституциональным особенностям

разновидность, названную «героем», появившуюся в шестом самоопыленном поколении Ipomoea. Ни одного такого другого случая, за частичным исключением случая у Nicotiana, в моих опытах, которые я вел на протяжении одиннадцати лет, не встретилось.

Два растения этой разновидности Mimulus, принадлежавших к шестому самоопыленному поколению и росших в отдельных горшках, были опылены между собой, а некоторое количество цветков на этих же самых растениях было снова самоопылено. Из полученных таким образом семян были выращены растения, происшедшие в результате перекрестного опыления между самоопыленными растениями, и растения седьмого самоопыленного поколения. Но это перекрестное опыление не принесло ни малейшей выгоды, так как перекрестноопыленные между собой растения были по высоте ниже самоопыленных, — отношение 100 : 110. Этот случай в точности сходен со случаем, приведенным при описании опытов с Ipomoea и касавшимся внуков «героя» и, повидимому, его правнуков, так как сеянцы, полученные путем перекрестного опыления этих растений между собой, не превосходили в каком-либо отношении сеянцев соответствующего поколения, полученных из самоопыленных цветков. Следовательно, в упомянутых нескольких случаях перекрестное опыление растений, самоопылявшихся на протяжении нескольких поколений и культивировавшихся все время, насколько было возможно, в одних и тех же условиях, не принесло ни малейшей выгоды.

Тогда был поставлен другой опыт. Во-первых, растения восьмого самоопыленного поколения были снова самоопылены, дав растения девятого самоопыленного поколения. Во-вторых, два из растений восьмого самоопыленного поколения были опылены между собой, как в упоминавшемся выше опыте; но это перекрестное опыление было произведено уже между растениями, которые подвергались самоопылению на протяжении еще двух добавочных поколений. В-третьих, эти же самые растения восьмого самоопыленного поколения были опылены пыльцой растений свежей линии, привезенной из отдаленного сада. Из этих трех порций семян были получены многочисленные растения и выращены в условиях конкуренции друг с другом. Растения, происходившие от перекрестного опыления между самоопыленными растениями, немного превосходили по высоте самоопыленные, именно отношение их высот было равно 100 : 92, и в большей степени превосходили их по плодовитости, именно в отношении 100 : 73. Я не знаю, может ли эта разница быть объяснена при сравнении с предыдущим случаем возросшим ухудшением самоопыленных растений в результате самоопыления в течение двух дополнительных поколений и возникающим в результате этого полезным действием вообще какого бы то ни было перекрестного опыления, хотя бы последнее происходило лишь между самоопыленными растениями. Но как бы то ни было, действие скрещивания самоопыленных растений восьмого поколения со свежей линией было чрезвычайно поразительным, так как сеянцы, полученные таким образом, относились по высоте к самоопыленным сеянцам девятого поколения, как 100 : 52, и по плодовитости, — как 100 : 3! Они относились также по высоте к перекрестноопыленным между собой растениям, происшедшим от перекрестного опыления между двумя самоопыленными растениями восьмого поколения, как 100 : 56, и по плодовитости, — как 100 : 4. Едва ли можно желать лучшего дока-

зательства того, что скрещивание со свежей линией оказывает на растения, которые самоопылялись на протяжении восьми поколений и культивировались все время почти в однородных условиях, более сильное влияние по сравнению с самоопылением растений, непрерывно самоопылявшихся на протяжении девяти поколений, или с перекрестным опылением их между собой в последнем поколении.

(3) *Brassica oleracea.*— Несколько цветков на растениях капусты второго самоопыленного поколения было опылено пыльцой растения той же самой разновидности, доставленной из отдаленного сада, а другие цветки были снова самоопылены. Таким образом, были выращены растения, происшедшие от скрещивания со свежей линией, и растения третьего самоопыленного поколения. Первые относились по весу к самоопыленным, как 100 : 22; эта огромная разница должна быть приписана отчасти благоприятному действию скрещивания со свежей линией и отчасти вредному действию самоопыления, продолжавшемуся в течение трех поколений.

(4) *Iberis umbellata.*— Сеянцы малиновой английской разновидности, опыленной бледно окрашенной разновидностью, которая выращивалась на протяжении нескольких поколений в Алжире, относились по высоте к самоопыленным сеянцам малиновой разновидности, как 100 : 89, а по плодовитости,— как 100 : 75. Я удивлен, что это скрещивание с другой разновидностью не оказало еще более резко выраженного благоприятного действия, так как некоторые перекрестноопыленные между собой растения малиновой английской разновидности, поставленные в условия конкуренции с растениями этой же самой разновидности, самоопылявшейся в продолжение трех поколений, относились к последним по высоте, как 100 : 86, а по плодовитости,— как 100 : 75. Несколько бо́льшую разницу по высоте в этом последнем случае, быть может, следует приписать вредному действию самоопыления, производившегося в продолжение двух дополнительных поколений.

(5) *Eschscholtzia californica.*— Это растение представляет почти единственный случай, поскольку благоприятное действие перекрестного опыления или вредные последствия самоопыления ограничиваются [здесь] репродуктивной системой. Перекрестно опылявшиеся между собой и самоопылявшиеся растения английской линии не отличались постоянным образом по высоте (также как и по весу, поскольку это было установлено); самоопыленные растения обнаруживали обычно превосходство. Так же дело обстояло с потомством растений бразильской линии, испытанной подобным же образом. Однако родительские растения английской линии, когда они опылялись пыльцой от другого растения, образовывали семян намного больше, чем в том случае, когда они самоопылялись; а в Бразилии родительские растения были совершенно стерильными в том случае, если они не опылялись пыльцой от другого растения. Перекрестноопыленные между собой сеянцы бразильской линии, выращенные в Англии, по сравнению с самоопыленными сеянцами соответствующего второго поколения, дали урожай семян в отношении 100 : 89; обе группы растений оставались в условиях свободного доступа насекомых. Если мы обратимся теперь к действию перекрестного опыления растений бразильской линии пыльцой английской, при котором были перекрестно опылены между собой растения, в течение долгого времени подвергавшиеся действию весьма

неодинаковых условий, то мы найдем, что потомство, как и прежде, уступало по высоте и весу растениям бразильской линии после двух поколений самоопыления, но самым заметным образом превосходило их по числу образованных семян, именно в отношении 100 : 40; обеим группам растений было предоставлено свободное посещение их насекомыми.

В случае с Ipomoea мы видели, что растения, происшедшие от скрещивания со свежей линией, превосходили растения старой линии в отношении 100 : 78 по высоте и в отношении 100 : 51 по плодовитости, несмотря на то, что последние опылялись между собой перекрестно в продолжение десяти последних поколений. У Eschscholtzia мы имеем почти параллельный случай, но лишь в отношении плодовитости, так как растения, происшедшие от скрещивания со свежей линией, превосходили по плодовитости в отношении 100 : 45 растения бразильской линии, перекрестно опылявшиеся между собой искусственно в Англии в продолжение двух последних поколений и которые должны были естественным путем опыляться перекрестно насекомыми в течение всех предыдущих поколений в Бразилии, где без этого они являются вполне стерильными.

(6) *Dianthus caryophyllus.*— Растения, самоопылявшиеся на протяжении трех поколений, были опылены пыльцой свежей линии, и их потомство было выращено в условиях конкуренции с растениями четвертого самоопыленного поколения. Полученные таким образом перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 81, а по плодовитости (обе группы были предоставлены естественному опылению с помощью насекомых),— как 100 : 33.

Эти же самые перекрестноопыленные растения относились также к потомству растений третьего самоопылявшегося поколения, скрещенного с перекрестноопыленными растениями соответствующего поколения, как 100 : 85 по высоте и как 100 : 45 по плодовитости.

Мы видим, таким образом, какое большое превосходство имело потомство от скрещивания со свежей линией не только над самоопыленными растениями четвертого поколения, но и над потомством самоопыленных растений третьего поколения, когда последнее было опылено пыльцой перекрестноопыленных между собой растений старой линии.

(7) *Pisum sativum.*— Когда речь шла об этом виде, было показано, что несколько сортов этого вида в Англии почти неизменно самоопыляются вследствие того, что насекомые редко посещают их цветки; так как растения в течение долгого времени культивировались в близко сходных условиях, мы можем понять, почему перекрестное опыление между двумя особями одного и того же сорта не приносит ни малейшей выгоды потомству ни в отношении высоты, ни в отношении плодовитости. Этот случай почти в точности параллелен случаю с Mimulus или случаю с линией Ipomoea, получившей название «герой», так как в этих двух примерах скрещивание растений, которые самоопылялись на протяжении семи поколений, совершенно не оказывало благоприятного влияния на потомство. С другой стороны, перекрестное опыление между двумя сортами гороха вызывает заметное превосходство в отношении роста и мощности у потомства, по сравнению с самоопыленными растениями этих же самых двух разновидностей, как это было показано двумя превосходными наблюдателями. По моим собственным наблюдениям (которые не были проведены с большой тщательностью),

потомство от перекрестного опыления между сортами относилось к самоопыленным растениям по высоте в одном случае приблизительно, как 100 : 75, а во втором случае, — как 100 : 60.

(8) *Lathyrus odoratus*. — Душистый горошек в отношении самоопыления находится в таком же положении, как и обыкновенный горох, и мы видели, что сеянцы от перекрестного опыления между двумя разновидностями, не отличавшимися друг от друга ни в каком другом отношении, кроме окраски своих цветков, относились по высоте к самоопыленным сеянцам того же самого материнского растения, как 100 : 80, а во втором поколении, —как 100 : 88. К сожалению, я не установил, действительно ли перекрестное опыление между двумя растениями одного и того же сорта не оказывает благоприятного действия, но я осмеливаюсь предсказать, что результат должен быть таковым.

(9) *Petunia violacea*. — Перекрестноопыленные между собой растения одной и той же линии в четырех последовательных поколениях из пяти явно превосходили по высоте самоопыленные растения. Последние в четвертом поколении были скрещены со свежей линией, и полученные таким образом сеянцы были поставлены в условия конкуренции с самоопыленными растениями пятого поколения. Перекрестноопыленные растения превосходили самоопыленные по высоте в отношении 100 : 66 и по весу — в отношении 100 : 23; но эта разница, несмотря на то, что она столь велика, не намного больше разницы между перекрестноопыленными между собой растениями той же самой линии, по сравнению с самоопыленными растениями соответствующего поколения. Поэтому этот случай кажется на первый взгляд противоречащим тому правилу, что скрещивание со свежей линией является намного более благоприятным, чем скрещивание между особями той же самой линии. Но, как и в случае с Eschscholtzia, благоприятное действие сказывается здесь, главным образом, на репродуктивной системе, так как растения, полученные от скрещивания со свежей линией, относились к самоопыленным растениям по плодовитости (обе группы опылялись естественным путем) как 100 : 46, в то время как перекрестноопыленные между собой растения этой же самой линии относились по плодовитости к самоопыленным растениям соответствующего пятого поколения лишь как 100 : 86.

Хотя в момент измерения растения, полученные от скрещивания со свежей линией, не превосходили по высоте или по весу перекрестноопыленные растения старой линии вследствие того, что рост первых не был закончен, как объяснено при изложении опытов с этим видом, однако они превосходили перекрестноопыленные между собой растения по плодовитости в отношении 100 : 54. Этот факт интересен, так как он показывает, что растения, самоопылявшиеся в течение четырех поколений, а затем скрещенные со свежей линией, дали сеянцы, которые были приблизительно в два раза более плодовиты, чем сеянцы растений той же самой линии, перекрестно опылявшиеся между собой на протяжении пяти предшествующих поколений. Мы видим здесь, как на примере Eschscholtzia и Dianthus, что один только акт перекрестного опыления, независимо от состояния перекрестно опыляемых растений, не играет большой роли в повышении плодовитости потомства. Этот же самый вывод вполне приложим, как мы уже видели, к аналогичным случаям с Ipomoea, Mimulus и Dianthus, по отношению к высоте растений.

(10) *Nicotiana tabacum.*— Мои растения были замечательно самофертильны, и коробочки от самоопыленных цветков явно давали больше семян, чем те, которые были опылены перекрестно. Не было замечено, чтобы насекомые посещали цветки в оранжерее, и я подозреваю, что линия, с которой я экспериментировал, была выведена под стеклом и самоопылялась на протяжении многих предшествовавших поколений; если это так, то мы можем понять, почему на протяжении трех поколений перекрестноопыленные сеянцы этой же самой линии не превосходили однородным образом по высоте самоопыленных сеянцев. Но этот случай усложняется тем, что отдельные растения имели различную конституцию, так что некоторые из перекрестноопыленных и самоопыленных сеянцев, полученных в одно и то же время от одних и тех же родителей, вели себя различно. Как бы то ни было, растения, полученные в результате скрещивания самоопыленных растений третьего поколения со слегка отличающейся подразновидностью, сильно превосходили по высоте и весу самоопыленные растения четвертого поколения; этот опыт был поставлен в широком масштабе. Растения первой группы превосходили по высоте растения второй группы в том случае, когда растения выращивались в горшках, не в очень скученном состоянии, в отношении 100 : 66, а в условиях очень густого посева это отношение было равно 100 : 54. Эти перекрестноопыленные растения, будучи поставлены таким образом в условия жестокой конкуренции, превосходили также самоопыленные по весу в отношении 100 : 37. То же наблюдалось, но в несколько меньшей степени (как это можно видеть в таблице С), в том случае, когда обе группы растений выращивались на открытом воздухе и не подвергались взаимной конкуренции. Тем не менее, как это ни странно, цветки на материнских растениях третьего самоопыленного поколения в том случае, когда они были опылены пыльцой от растений свежей линии, не дали большего количества семян, чем тогда, когда они были самоопылены.

(11) *Anagallis collina.*— Растения, полученные от красноцветковой разновидности, опыленной другим растением той же самой разновидности, относились по высоте к самоопыленным растениям красноцветковой разновидности, как 100 : 73. В том случае, когда цветки из красноцветковой разновидности были опылены пыльцой весьма сходной синецветковой разновидности, они дали двойное число семян, по сравнению с тем, которое они давали в том случае, когда опылялись пыльцой от другой особи той же самой красноцветковой разновидности, и семена эти были гораздо лучше. Растения, полученные от этого скрещивания между двумя разновидностями, относились по высоте к самоопыленным сеянцам красноцветковой разновидности, как 100 : 66, и как 100 : 6— по плодовитости.

(12) *Primula veris.*— Несколько цветков длинностолбчатых растений третьего иллегитимного поколения было опылено легитимно пыльцой свежей линии, а другие были опылены своей собственной пыльцой. Из полученных таким путем семян были выращены перекрестноопыленные и самоопыленные растения четвертого иллегитимного поколения. Первые относились к последним по высоте, как 100 : 46, а по плодовитости в одном году — как 100 : 5, а в следующем — как 100 : 3,5. Однако в этом случае мы не имеем средств отличить вредное влияние иллегитимного опыления (т. е. опыления пыльцой той же самой формы, но взятой от другого растения), продолжавшегося в течение четырех

поколений, от вредного влияния тесного самоопыления. Но эти два процесса, быть может, не отличаются друг от друга столь существенно, как это представляется на первый взгляд. В следующем опыте сомнение, связанное с наличием в этом случае иллегитимного опыления, было полностью устранено.

(13) *Primula veris* (равностолбчатая красноцветковая разновидность). Цветки на растениях второго самоопыленного поколения были опылены пыльцой от другой разновидности или от свежей линии, а другие были снова самоопылены. Таким образом были получены перекрестноопыленные растения и растения третьего самоопыленного поколения, все легитимного происхождения, и первые относились к последним по высоте, как 100 : 85, и по плодовитости (о которой судили по числу образованных коробочек и по среднему числу семян) — как 100 : 11.

Общие итоги измерений, представленных в таблице C. — Эта таблица заключает в себе высоту, а часто и вес 292 растений, происшедших от скрещивания со свежей линией, и 305 растений, происшедших либо от самоопыления, либо от скрещивания между собой растений той же самой линии. Эти 597 растений принадлежат к тринадцати видам и двенадцати родам. Различные меры предосторожности, принятые для того, чтобы обеспечить полную сравнимость, были уже указаны выше. Если мы теперь посмотрим на правый столбец, в котором средняя высота, вес и плодовитость растений, происшедших от скрещивания со свежей линией, приняты за 100, мы увидим из других цифр, как удивительно сильно превосходят они как самоопыленные, так и опылявшиеся между собой перекрестно растения той же самой линии. В отношении высоты и веса имеется всего два исключения из этого правила, именно в случаях с Eschscholtzia и Petunia, причем и последнее растение, вероятно, не является действительным исключением. Эти два вида не представляют также исключения в отношении плодовитости, так как растения, происшедшие от скрещивания со свежей линией, были намного более плодовиты, чем самоопыленные растения. Различие между двумя группами растений в этой таблице, в общем, намного больше в отношении плодовитости, чем в отношении высоты или веса. С другой стороны, у некоторых видов, например у Nicotiana, между обеими группами растений не было различия в отношении плодовитости, хотя наблюдалось большое различие по высоте и весу. При рассмотрении всех случаев, представленных в этой таблице, не может остаться сомнения в том, что растения получают огромную выгоду, хотя и в различных отношениях, от скрещивания со свежей линией или другой подразновидностью. Нельзя утверждать, что получаемая таким образом выгода обусловливается только тем, что растения свежей линии являются совершенно здоровыми, тогда как растения, которые в течение долгого времени опылялись между собой перекрестно или самоопылялись, становятся болезненными, так как в большинстве случаев не было проявления подобной болезненности, и мы увидим из таблицы A, что перекрестноопыленные между собой растения одной и той же линии обычно превосходят в известной степени самоопыленные, хотя обе группы растений подвергались в точности одним и тем же условиям и были одинаково здоровы или болезненны.

Мы узнаём далее из таблицы C, что скрещивание между растениями, которые самоопылялись на протяжении многих последовательных поколений и содержались все время почти в однородных условиях,

не приносит ни малейшей выгоды потомству или приносит ее лишь в очень слабой степени. Mimulus и потомки Ipomoea, получившие название «героя», представляют примеры, иллюстрирующие это правило. С другой стороны, растения, самоопылявшиеся в продолжение многих поколений, лишь в малой степени извлекают выгоду от опыления пыльцой перекрестно опылявшихся между собой растений этой же самой линии (как это наблюдается в случае с Dianthus), по сравнению с действием, производимым скрещиванием со свежей линией. Растения одной и той же линии, опылявшиеся между собой перекрестно в продолжение нескольких поколений (как в случае с Petunia), были заметным образом ниже по плодовитости, по сравнению с растениями, происходившими от соответствующих самоопыленных растений, скрещенных со свежей линией. Наконец, некоторые растения, которые в естественных условиях регулярно опыляются перекрестно насекомыми и которые на протяжении моих опытов искусственно опылялись перекрестно в каждом последующем поколении, так что они совершенно не могли испытывать на себе вредного влияния самоопыления, либо испытывали его чрезвычайно редко (как это было в случаях с Eschscholtzia и Ipomoea), тем не менее, извлекали большую пользу от скрещивания со свежей линией. Эти многочисленные случаи, взятые вместе, показывают нам самым ясным образом, что благоприятное действие на потомство оказывает не одно только перекрестное опыление между двумя какими-либо особями. Проистекающая от перекрестного опыления выгода зависит от того, что соединяющиеся растения отличаются каким-то образом друг от друга, и едва ли можно сомневаться в том, что дело здесь в конституции или природе половых элементов. Как бы то ни было, но становится ясным, что эти различия не внешнего характера, так как растения, похожие друг на друга столь же сильно, как всегда походят друг на друга особи одного и того же вида, при перекрестном опылении между собой получают самым очевидным образом пользу, если их предки подвергались в продолжение нескольких поколений неодинаковым условиям. Но к последнему предмету я должен буду вернуться в одной из последующих глав.

ТАБЛИЦА А

Теперь мы обратимся к нашей первой таблице, которая относится к перекрестноопыленным и самоопыленным растениям одной и той же линии. Последние состоят из пятидесяти четырех видов, принадлежащих к тридцати естественным отрядам. Общее число перекрестноопыленных растений, для которых приведены результаты измерений, равняется 796, а общее число самоопыленных — 809, что составляет вместе 1605 растений. С некоторыми видами опыты велись на протяжении нескольких последовательных поколений, и следует помнить, что в подобных случаях перекрестноопыленные растения в каждом поколении опылялись пыльцой от другого перекрестноопыленного растения, и что цветки на самоопыленных растениях почти всегда опылялись своей собственной пыльцой, хотя иногда пыльцой и других цветков на этом же самом растении. Перекрестноопыленные растения становились, таким образом, в позднейших поколениях более или менее близко родственными между собой, и обе группы подвергались

в каждом поколении почти абсолютно одним и тем же условиям и почти одним и тем же — в следовавших друг за другом поколениях. В некоторых отношениях было бы лучшим планом работы, если бы я всегда перекрестно опылял некоторое количество цветков как на самоопыленных, так и на перекрестноопыленных между собой растениях каждого поколения пыльцой от неродственного растения, выращенного в иных условиях, как это делалось с растениями, представленными в таблице С; при таком образе действий я бы узнал, насколько ухудшалось потомство в результате самоопыления, продолжавшегося на протяжении последовательных поколений. Но в действительности дело обстояло так, что самоопыленные растения следовавших друг за другом поколений в таблице А ставились в условия конкуренции и сравнивались с перекрестно опылявшимися между собой растениями, которые, вероятно, в известной мере ухудшились вследствие того, что были более или менее родственны между собой и выращивались в сходных условиях. Тем не менее, если бы я всегда следовал плану, которого я придерживался в таблице С, я бы не открыл того важного факта, что хотя скрещивание между растениями, которые находятся в довольно близком родстве и которые подвергались весьма сходным условиям, и приносит в течение нескольких поколений известную выгоду потомству, но, несмотря на это, через некоторое время эти растения могут быть перекрестно опылены между собой без какой-либо выгоды для потомства. Точно так же я бы не узнал того, что самоопыленные растения более поздних поколений могут быть скрещены с перекрестноопыленными между собой растениями этой же самой линии, получая от этого лишь небольшую пользу, либо вовсе не получая никакой, несмотря на то, что они в необычайно большой степени извлекали выгоду от скрещивания со свежей линией.

Относительно большинства растений в таблице А нет необходимости приводить здесь какие-либо частности; все подробные сведения о них можно найти под соответствующими заголовками, относящимися к тому или иному виду, с помощью алфавитного указателя.* Цифры в правом столбце показывают среднюю высоту самоопыленных растений, причем средняя высота перекрестноопыленных растений, с которыми они конкурировали, принята за 100. Здесь не отмечены те немногие случаи, в которых перекрестноопыленные и самоопыленные растения выращивались в открытом грунту, не испытывая, таким образом, конкуренции друг с другом. Таблица заключает в себе, как мы видели, растения, принадлежащие к пятидесяти четырем видам, но так как некоторые из них измерялись в течение многих последовательных поколений, то имеется восемьдесят три случая, в которых перекрестноопыленные и самоопыленные растения подвергались сравнению друг с другом. Так как в каждом поколении число растений, которые подвергались измерению (число это указано в таблице), никогда не было очень большим, а иногда было и небольшим, то всюду, где в правом столбце средняя высота перекрестноопыленных и самоопыленных растений одинакова в пределах пяти процентов, высота тех и других может считаться практически равной. Подобных случаев, т. е. случаев, где средняя высота самоопыленных растений выражается цифрами

* [В настоящем издании алфавитные указатели ко всем работам Дарвина будут даны в 12-м томе.—*Ред.*]

от 95 до 105, имеется восемнадцать, причем они относятся либо к какому-нибудь одному, либо ко всем поколениям. Имеется восемь случаев, в которых самоопыленные растения превосходят перекрестноопыленные больше, чем на пять процентов, что явствует из того, что цифры в правом столбце превышают 105. Наконец, имеется пятьдесят семь случаев, в которых перекрестноопыленные растения превосходят самоопыленные, по крайней мере, в отношении 100 : 95, а обыкновенно в значительно большей степени.

Если бы относительная высота перекрестноопыленных и самоопыленных растений была обусловлена только случайностью, то должно было бы быть примерно такое же количество случаев, в которых самоопыленные растения превосходили бы по высоте перекрестноопыленные больше, чем на пять процентов, как и таких, где перекрестноопыленные превосходили бы подобным образом самоопыленные; но мы видим, что последних случаев имеется пятьдесят семь, а первых — всего восемь; таким образом, случаи, в которых перекрестноопыленные растения превосходят по высоте самоопыленные в указанном выше отношении, больше чем в семь раз превосходят число случаев, в которых самоопыленные растения превосходят перекрестноопыленные в той же пропорции. В отношении нашей специальной цели, сравнения силы роста у перекрестноопыленных и самоопыленных растений, можно сказать, что в пятидесяти семи случаях перекрестноопыленные растения превосходили самоопыленные больше, чем на пять процентов, и что в двадцати шести случаях (18 + 8) не превосходили подобным образом самоопыленные. Но мы теперь покажем, что во многих из этих двадцати шести случаев перекрестноопыленные растения имели несомненное превосходство над самоопыленными в других отношениях, хотя и не по высоте, и что в других случаях средние высоты не являются достоверными вследствие того, что измерению было подвергнуто слишком малое количество растений, или вследствие того, что растения росли неодинаково, так как были больными, либо вследствие этих обеих причин, взятых вместе. Тем не менее, так как эти случаи говорят против моего общего вывода, я считал себя обязанным их привести. Наконец, в некоторых других случаях причина того, что перекрестноопыленные растения не превосходят самоопыленных, может быть объяснена. Таким образом, остается очень небольшое число случаев, в которых самоопыленные растения, судя по данным моих опытов, повидимому, на самом деле были равны или превосходили перекрестноопыленные растения.

Мы рассмотрим теперь несколько более детально восемнадцать случаев, в которых самоопыленные растения были равны по средней высоте перекрестноопыленным в пределах колебаний в пять процентов, и восемь случаев, в которых самоопыленные растения превосходили по средней высоте перекрестноопыленные растения больше, чем на пять процентов; это составляет в общем двадцать шесть случаев, в которых перекрестноопыленные растения не были в заметной степени выше самоопыленных.

(1) *Dianthus caryophyllus* (*третье поколение*). — С этим растением опыты велись в продолжение четырех поколений; в трех из них перекрестноопыленные растения превосходили по высоте самоопыленные обыкновенно намного больше пяти процентов; и мы видели в таблице С, что потомство от растений третьего самоопы-

ленного поколения, скрещенного со свежей линией, в необычайно сильной степени обнаруживало в отношении высоты и плодовитости выгодные последствия этого скрещивания. Но в этом третьем поколении перекрестноопыленные растения этой же самой линии относились по высоте к самоопыленным лишь как 100 : 99, т. е. практически были им равны. Тем не менее, когда восемь перекрестноопыленных и восемь самоопыленных растений были срезаны и взвешены, то обнаружилось, что первые относились к последним по весу, как 100 : 49. Поэтому не может быть ни малейшего сомнения в том, что у этого вида перекрестноопыленные растения в весьма сильной степени превосходят по мощности и пышности развития растения самоопыленные; и я не могу объяснить, какова причина того, что самоопыленные растения третьего поколения, несмотря на то, что они имели столь малый вес и были так тонки, в такой степени вырастали, что почти сравнялись по высоте с перекрестноопыленными.

(2) *Lobelia fulgens* (*первое поколение*). — Перекрестноопыленные растения этого поколения были намного ниже по высоте, чем самоопыленные, — отношение 100 : 127. Несмотря на то, что измерены были лишь две пары, что, несомненно, является слишком малым числом для того, чтобы на него можно было полагаться, однако, на основании других доказательств, приведенных в тексте под заголовком этого вида, несомненно, что самоопыленные растения были гораздо более мощными, по сравнению с перекрестноопыленными. Так как я употреблял для скрещивания и самоопыления родительских растений пыльцу неодинаковой степени зрелости, то, возможно, что большая разница в росте их потомства могла обусловливаться этой причиной. В следующем поколении этот источник ошибки был устранен, и было выращено гораздо большее число растений; теперь средняя высота двадцати трех перекрестноопыленных растений относилась к средней высоте двадцати трех самоопыленных растений, как 100 : 91. Поэтому мы едва ли можем сомневаться в том, что перекрестное опыление приносит пользу этому виду.

(3) *Petunia violacea* (*третье поколение*). — Восемь перекрестноопыленных растений относились по средней высоте к восьми самоопыленным растениям третьего поколения, как 100 : 131, а в более раннем возрасте перекрестноопыленные растения уступали по высоте самоопыленным в еще большей степени. Но весьма замечателен тот факт, что в одном горшке, в котором растения обеих групп росли в условиях очень большой тесноты, перекрестноопыленные растения были в три раза выше самоопыленных. Так как в двух предыдущих и двух последующих поколениях, так же как и в том случае, когда растения были получены путем скрещивания со свежей линией, перекрестноопыленные растения сильно превосходили самоопыленные по высоте, весу и плодовитости (в тех случаях, когда на два последних пункта было обращено внимание), то на настоящий случай следует смотреть как на аномалию, не нарушающую общего правила. Наиболее вероятным объяснением является то, что растения выросли преждевременно, вследствие того, что семена последнего поколения не вполне хорошо созрели, так как я наблюдал аналогичный случай у Iberis. Самоопыленные сеянцы последнего растения, относительно которых было известно, что они произошли из не вполне созревших семян росли сначала значительно скорее, по сравнению с перекрестноопыленными растениями, которые были выращены из лучше созревших семян; таким образом, обогнав их очень сильно в самом начале, они получили возможность удерживать все время свое превосходство и дальше. Некоторые из этих самых семян Iberis были посеяны на противоположных сторонах горшков, наполненных землей и чистым песком, не содержавшим каких-либо органических веществ, и тогда молодые сеянцы выросли в течение своей короткой жизни до двойной высоты по сравнению с самоопыленными, совершенно таким же образом, как это случилось с упомянутыми выше двумя группами сеянцев Petunia, которые росли в условиях очень густого

посева и, таким образом, подвергались весьма неблагоприятным условиям. Мы видели также на восьмом поколении Ipomoea, что самоопыленные сеянцы, полученные от нездоровых родителей, росли вначале намного быстрее перекрестноопыленных сеянцев, так что в течение долгого времени они были значительно выше последних, хотя в конце концов были ими превзойдены.

(4, 5, 6) *Eschscholtzia californica.* — В таблице А приведены четыре группы данных измерений. В одной из этих групп перекрестноопыленные растения превосходят самоопыленные по средней высоте, так что эта группа измерений не относится к тем исключениям, которые должны быть здесь рассмотрены. В двух других случаях перекрестноопыленные растения были равны по высоте самоопыленным в пределах пяти процентов, а в четвертом случае самоопыленные растения превосходили перекрестноопыленные на величину, превышавшую указанные пределы. Мы видели в таблице С, что все преимущество скрещивания со свежей линией ограничивается числом образованных семян, и так же дело обстояло с вредным действием самоопыления при сравнении перекрестноопыленных между собой растений той же самой линии с растениями самоопыленными, так как первые относились по плодовитости к последним, как 100 : 89. Перекрестноопыленные растения, таким образом, имели, по крайней мере, одно важное преимущество над самоопыленными. Кроме того, цветки на родительских растениях, в тех случаях, когда они опылялись пыльцой другой особи той же самой линии, давали гораздо больше семян, чем в тех случаях, когда они самоопылялись; в последнем случае цветки часто были вполне стерильными. Мы можем поэтому сделать вывод, что перекрестное опыление приносит некоторую выгоду, хотя и не сообщает перекрестноопыленным сеянцам усиленной способности к росту.

(7) *Viscaria oculata.* — Средняя высота пятнадцати перекрестноопыленных между собой растений относилась к средней высоте пятнадцати самоопыленных, всего как 100 : 97; но первые образовали много больше коробочек, чем последние, — отношение 100 : 77. Кроме того, цветки на родительских растениях, которые были опылены перекрестно и самоопылены, дали урожай семян в одном случае в отношении 100 : 38, а во втором — в отношении 100 : 58. Таким образом, не может быть сомнения касательно благоприятного действия перекрестного опыления, несмотря на то, что средняя высота перекрестноопыленных растений всего на три процента превышала среднюю высоту растений самоопыленных.

(8) *Specularia speculum.* — Измерены были лишь четыре наиболее высоких растения из перекрестноопыленных и четыре — из самоопыленных растений, росших в четырех горшках, и первые относились по высоте к последним, как 100 : 98. В каждом из четырех горшков перекрестноопыленное растение цвело раньше, чем цвело какое-либо из самоопыленных растений, и это обычно является верным указанием на некоторое реальное превосходство перекрестноопыленных растений. Цветки на родительских растениях, перекрестно опыленные пыльцой другого растения, дали урожай семян, по сравнению с самоопыленными цветками, в отношении 100 : 72. Поэтому мы можем сделать тот же самый вывод, как и в последнем случае, в отношении того, что перекрестное опыление является определенно благоприятным.

(9) *Borago officinalis.* — Были выращены и измерены всего четыре перекрестноопыленных и четыре самоопыленных растения, и первые относились по высоте ко вторым, как 100 : 102. Столь малому числу измерений никогда нельзя доверять, и в настоящем примере превосходство самоопыленных растений над перекрестноопыленными почти всецело зависело от того, что одно из самоопыленных растений выросло до необычайной высоты. Все четыре перекрестноопыленных растения цвели раньше соответствующих им самоопыленных. Перекрестноопыленные цветки на родительских растениях, по сравнению с самоопыленными, дали

урожай семян в отношении 100 : 60. Таким образом, здесь мы снова можем сделать тот же самый вывод, что и в двух последних случаях.

(10) *Passiflora gracilis.* — Было выращено всего два перекрестноопыленных и два самоопыленных растения; первые относились по высоте к последним, как 100 : 104. С другой стороны, плоды от цветков, опыленных на родительских растениях перекрестно, содержали число семян, которое относилось к числу семян плодов, полученных из самоопыленных цветков, как 100 : 85.

(11) *Phaseolus multiflorus.* — Пять перекрестноопыленных растений относились по высоте к пяти самоопыленным, как 100 : 96. Хотя перекрестноопыленные растения были, таким образом, всего на четыре процента выше самоопыленных, но цвели они в обоих горшках раньше последних. Поэтому вероятно, что они имели некоторое реальное превосходство над самоопыленными растениями.

(12) *Adonis aestivalis.* — Четыре перекрестноопыленных растения были почти в точности равны по высоте четырем самоопыленным растениям, но ввиду того, что измерению было подвергнуто столь малое количество растений, и так как все они находились «в жалком, болезненном состоянии», нельзя с уверенностью сделать никакого вывода в отношении их сравнительной высоты.

(13) *Bartonia aurea.* — Восемь перекрестноопыленных растений относились по высоте к восьми самоопыленным, как 100 : 107. Это число растений, принимая во внимание тщательность, с которой они были выращены и сравнены, должно было бы дать надежные результаты. Но по какой-то неизвестной причине растения росли весьма неодинаково и стали настолько болезненными, что всего три из перекрестноопыленных и три из самоопыленных растений завязали семена, притом в небольшом количестве. При этих обстоятельствах средняя высота ни той, ни другой группы не может считаться достоверной, и опыт не имеет ценности. Цветки на родительских растениях, опыленные перекрестно, образовали значительно больше семян, чем цветки самоопыленные.

(14) *Thunbergia alata.* — Шесть перекрестноопыленных растений относились по высоте к шести самоопыленным, как 100 : 108. Здесь самоопыленные растения, казалось, имели решительное превосходство; но обе группы росли неровно, причем некоторые из растений в обеих группах больше чем вдвое превосходили по высоте остальные. Родительские растения также находились в необычайном, полустерильном состоянии. При этих обстоятельствах превосходство самоопыленных растений не может считаться вполне достоверным.

(15) *Nolana prostrata.* — Пять перекрестноопыленных растений относились по высоте к пяти самоопыленным, как 100 : 105; таким образом, последние, повидимому, имеют здесь небольшое, но определенное превосходство. С другой стороны, цветки на родительских растениях, опыленные перекрестно, образовали гораздо больше коробочек, чем самоопыленные цветки, — отношение 100 : 21, и семена, которые находились в коробочках от перекрестного опыления, были тяжелее равного числа семян из самоопыленных коробочек в отношении 100 : 82.

(16) *Hibiscus africanus.* — Было выращено всего четыре пары растений, и перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 109. За исключением того обстоятельства, что было измерено слишком мало растений, я не вижу никакой другой причины не доверять результатам. С другой стороны, цветки на родительских растениях, опыленные перекрестно, были значительно более продуктивными, чем цветки самоопыленные.

(17) *Apium petroselinum.*—Небольшое количество растений (число их не отмечено), происшедших из цветков, которые, как надо думать, были перекрестно опылены насекомыми, и небольшое количество самоопыленных растений было выращено на противоположных сторонах четырех горшков. Они достигли приблизительно одинаковой высоты; перекрестноопыленные имели лишь очень слабое превосходство.

(18) *Vandellia nummularifolia.* — Двадцать перекрестноопыленных растений, выращенных из семян совершенных цветков, относились по высоте к двадцати самоопыленным растениям, также выращенным из семян совершенных цветков, как 100 : 99. Опыт был повторен с той единственной разницей, что растениям была предоставлена возможность расти более скученно, и тогда двадцать четыре наиболее высоких перекрестноопыленных растения относились по высоте к двадцати четырем наиболее высоким самоопыленным растениям, как 100 : 94, и по весу — как 100 : 97. Кроме того, большее количество перекрестноопыленных растений, по сравнению с количеством самоопыленных, выросло до умеренной высоты. Упомянутые выше двадцать перекрестноопыленных растений были также выращены в условиях конкуренции с двадцатью самоопыленными растениями, полученными из закрытых или клейстогамных цветков, и их высоты относились друг к другу, как 100 : 94. Поэтому, если бы не было результатов, полученных в первом опыте, в котором перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, лишь как 100 : 99, этот вид можно было бы отнести к числу тех, у которых перекрестноопыленные растения превосходят самоопыленные больше, чем на пять процентов. С другой стороны, перекрестноопыленные растения во втором опыте дали меньшее число коробочек, и последние содержали меньшее количество семян, чем самоопыленные растения, причем все коробочки были образованы клейстогамными цветками. Поэтому весь этот случай должен считаться сомнительным.

(19) *Pisum sativum* (обыкновенный горох). — Четыре растения, происшедшие от перекрестного опыления между особями одного и того же сорта, относились по высоте к четырем самоопыленным растениям, принадлежавшим к тому же сорту, как 100 : 115. Хотя это скрещивание и не принесло пользы, но, как видно из таблицы C, скрещивание между различающимися между собой сортами сильно увеличивает высоту и мощность потомства; там же было объяснено, что тот факт, что перекрестное опыление между особями одного и того же сорта не оказывает благоприятного действия, почти несомненно обусловливается тем, что эти особи самоопылялись в течение многих поколений и в каждом поколении росли при почти сходных условиях.

(20, 21, 22) *Canna warscewiczi.* — Наблюдения велись над растениями, принадлежавшими к трем поколениям, и во всех трех поколениях перекрестноопыленные растения были приблизительно равны самоопыленным; средняя высота тридцати четырех перекрестноопыленных растений относилась к средней высоте такого же числа самоопыленных, как 100 : 101. Поэтому перекрестноопыленные растения не имели превосходства над самоопыленными, и вероятно, что и здесь применимо то же самое объяснение, как и в случае с *Pisum sativum*, так как цветки этой Canna вполне самофертильны, и никогда не наблюдалось, чтобы они посещались в оранжерее насекомыми, которые могли бы их перекрестно опылить. Кроме того, это растение культивировалось в течение многих поколений под стеклом в горшках и, следовательно, при почти одинаковых условиях. Коробочки, образованные перекрестноопыленными цветками на упомянутых выше тридцати четырех растениях, содержали больше семян, чем коробочки, образованные самоопыленными цветками на самоопыленных растениях, в отношении 100 : 85, так что с этой стороны перекрестное опыление сказалось благоприятным образом.

(23) *Primula sinensis.* — Потомство растений, часть которых была опылена легитимно, а другая иллегитимно пыльцой от другого растения, было почти в точности той же самой высоты, как и потомство самоопыленных растений, но первые, за редкими исключениями, цвели раньше последних. Я показал в моей работе о гетеростильных растениях, что этот вид обыкновенно выращивается в Англии из самоопыленных семян, и растения вследствие того, что они культивировались в горшках, подвергались почти однородным условиям. Кроме того, многие из них в настоящее время варьируют и изменяют свои отличительные особенности,

становясь в большей или меньшей степени равностолбчатыми и вследствие этого в высокой степени самофертильными. Поэтому я думаю, что причина того, что перекрестноопыленные растения не превосходят по высоте самоопыленных, та же самая, что и в двух предыдущих случаях с *Pisum sativum* и Canna.

(24, 25, 26) *Nicotiana tabacum*. — Было произведено четыре серии измерений; в одной из них самоопыленные растения сильно превосходили по высоте перекрестноопыленные, в двух других они были приблизительно равны перекрестноопыленным, а в четвертом были ими превзойдены; но этот последний случай нас здесь не интересует. Отдельные растения отличаются по конституции, так что потомки некоторых из них получают пользу оттого, что их родители были опылены между собой перекрестно, тогда как другие не получают. Если мы возьмем все три поколения вместе, то увидим, что двадцать семь перекрестноопыленных растений относились по высоте к двадцати семи самоопыленным растениям, как 100 : 96. Это превышение по высоте у перекрестноопыленных растений настолько мало в сравнении с тем, которое обнаруживало потомство тех же самых материнских растений в тех случаях, когда последние были опылены несколько отличающимся от них сортом, что мы можем подозревать (как это было объяснено при рассмотрении таблицы С), что бо́льшая часть особей, принадлежавших к сорту, служившему в качестве материнских растений в моих опытах, приобрела почти одинаковую конституцию, в результате чего эти особи при перекрестном опылении между собою не получали от этого выгоды.

Пересматривая эти двадцать шесть случаев, в которых перекрестноопыленные растения либо не превосходят по высоте самоопыленные больше, чем на пять процентов, либо уступают им по высоте, мы можем заключить, что громадное большинство случаев не является действительным исключением из того правила, согласно которому перекрестное опыление между двумя растениями, если только они не самоопылялись и не подвергались в течение многих поколений почти одним и тем же условиям, дает потомству большое преимущество в каком-либо отношении. Из двадцати шести случаев, по крайней мере два, именно случаи с Adonis и Bartonia, могут быть вполне исключены, так как опыты не имели ценности из-за крайне нездорового состояния растений. В двенадцати других случаях (включая сюда три опыта с Eschscholtzia) перекрестноопыленные растения либо превосходили по высоте самоопыленные во всех остальных поколениях, за исключением одного, о котором идет речь, либо обнаруживали свое превосходство каким-либо иным образом например в отношении веса, плодовитости или более ранним цветением; или же цветки, опыленные на материнском растении перекрестно, были намного более продуктивными в отношении семян, чем цветки самоопыленные. За вычетом этих четырнадцати случаев остается двенадцать случаев, в которых перекрестноопыленные растения не обнаруживают заметного превосходства над самоопыленными. С другой стороны, мы видели, что имеется пятьдесят семь случаев, в которых перекрестноопыленные растения превосходят по высоте самоопыленные, по крайней мере, на пять процентов, а обычно в значительно большей степени. Но даже в только что упомянутых двенадцати случаях отсутствие какого-либо превосходства на стороне перекрестноопыленных растений далеко не несомненно: у Thunbergia родительские растения находились в необычном полустерильном состоянии, и потомство росло очень неодинаково; у Hibiscus и Apium для измерения было выращено слишком мало растений, что не дало

возможности положиться на результаты измерения, и перекрестноопыленные цветки Hibiscus образовали несколько больше семян, чем самоопыленные; у Vandellia перекрестноопыленные растения были немного выше и тяжелее, чем самоопыленные, но так как они были менее плодовитыми, то этот случай должен оставаться под сомнением. Наконец, у Pisum, у Primula, у трех поколений Canna и у трех поколений Nicotiana (что вместе и составляет двенадцать случаев) перекрестное опыление между двумя растениями определенно не приносило пользы потомству или приносило ее в очень слабой степени, но мы имеем основание подозревать, что это является результатом того, что эти растения подвергались самоопылению и культивировались в почти однородных условиях в течение нескольких поколений. Этот же самый результат получился у опытных растений Ipomoea и Mimulus и до известной степени у некоторых других видов, которые с намерением ставились мною в подобные условия; однако мы знаем, что эти виды в их нормальной обстановке извлекают большую выгоду от перекрестного опыления между собой. Следовательно, в таблице A нет ни одного случая, который бы доставлял факты, решительно говорящие против правила, согласно которому скрещивание между растениями, прародители которых подвергались действию несколько отличных друг от друга условий, оказывает благоприятное действие на потомство. Это — удивительный вывод, так как по аналогии с прирученными животными нельзя было предвидеть, что благоприятное действие перекрестного опыления или вредное действие самоопыления могли бы стать заметными в том случае, когда растения не подвергались указанным способам опыления на протяжении нескольких поколений.

Результаты, представленные в таблице A, можно рассматривать с другой точки зрения. До сих пор каждое поколение рассматривалось в качестве самостоятельного случая, причем число подобных случаев равно восьмидесяти трем; этот метод, несомненно, является наиболее правильным методом сравнения перекрестноопыленных и самоопыленных растений.

Но в тех случаях, в которых над растениями одного и того же вида велись наблюдения на протяжении многих поколений, можно вывести среднюю высоту для всех поколений, взятых вместе; подобные средние приведены в таблице A; так, например, у Ipomoea общая средняя величина перекрестноопыленных растений всех десяти поколений относится к средней величине самоопыленных растений десяти поколений, как 100 : 77. Так как это делалось во всех случаях, где было выращено больше одного поколения, то легко вычислить среднюю величину для средних высот перекрестноопыленных и самоопыленных растений по всем видам, включенным в таблицу A. Следует, однако, заметить, что ввиду того, что у некоторых видов измерению подверглось лишь небольшое число растений, тогда как у других — значительное их число, значение средних высот различных видов весьма неодинаково. Несмотря на этот источник ошибки, стоит привести среднее значение для средних высот пятидесяти четырех видов таблицы A; результат тот, что, если принять среднее значение для средних высот перекрестноопыленных растений за сто, то та же величина для самоопыленных оказывается равной 87. Но будет целесообразнее разбить пятьдесят четыре вида на три группы, как это было сделано с приведенными ранее восемьюдесятью тремя случаями. Первая группа

состоит из видов, у которых средняя высота самоопыленных растений лежит около 100, с колебаниями в пределах пяти процентов; таким образом, перекрестноопыленные и самоопыленные растения приблизительно равны; подобных видов имеется двенадцать, относительно которых нет необходимости что-либо говорить, так как среднее значение средних высот самоопыленных растений, конечно, весьма близко к 100, или, точнее, равно 99,58. Вторая группа состоит из видов, число которых равно тридцати семи, у которых средняя высота перекрестноопыленных растений превосходит среднюю высоту самоопыленных больше, чем на пять процентов, и среднее значение их средних высот относится к среднему значению средних высот самоопыленных растений, как 100 : 78. Третья группа состоит из видов, число которых равно всего пяти, у которых средняя высота самоопыленных растений превосходит среднюю высоту перекрестноопыленных больше, чем на пять процентов; здесь среднее значение средних высот перекрестноопыленных растений относится к среднему значению самоопыленных, как 100 : 109. Поэтому, если мы исключим виды, которые приблизительно равны, остается тридцать семь видов, у которых среднее значение средних высот перекрестноопыленных растений превосходит таковое самоопыленных на двадцать два процента, тогда как имеется всего пять видов, у которых среднее значение средних высот самоопыленных растений превосходит таковое перекрестноопыленных, и при этом всего на девять процентов.

Достоверность вывода, что благоприятное действие перекрестного опыления зависит от того, что растения подвергались действию отличных друг от друга условий, или от того, что они принадлежат к различным разновидностям, — в обоих этих случаях они почти наверно должны несколько отличаться по конституции, — подтверждается сравнением таблиц А и С. Последняя таблица дает результаты скрещивания растений со свежей линией или с другой разновидностью; превосходство потомства от скрещивания над потомством от самоопыления является здесь гораздо более общим и гораздо сильнее заметным, чем в таблице А, где представлены результаты скрещивания растений одной и той же линии. Мы только что видели, что среднее значение средних высот перекрестноопыленных растений всех пятидесяти четырех видов в таблице А относится к таковому самоопыленных растений, как 100 : 87, тогда как среднее значение средних высот растений, скрещенных со свежей линией, относится к таковому самоопыленных растений в таблице С, как 100 : 74. Таким образом, перекрестноопыленные растения превосходят самоопыленные на тринадцать процентов в таблице А и на двадцать шесть процентов, т. е. вдвое больше, в таблице С, которая включает и результаты перекрестного опыления свежей линией.

ТАБЛИЦА В

Несколько слов следует добавить относительно веса перекрестноопыленных растений одной и той же линии по сравнению с весом самоопыленных растений. В таблице В приводится одиннадцать случаев, относящихся к восьми видам. Число растений, которые подверглись взвешиванию, показано в двух левых столбцах, а их относительные веса — в правом столбце, причем вес перекрестноопыленных растений

принят за 100. Небольшое число других случаев было уже приведено в таблице С по отношению к растениям, перекрестно опыленным свежей линией. Я жалею, что не было произведено большего числа опытов этого рода, так как очевидность превосходства перекрестноопыленных растений над самоопыленными иллюстрируется этим путем более убедительно, чем их относительными высотами. Но этот план был придуман лишь в довольно поздний период, и на пути его применения имелись трудности, так как семена необходимо было собирать, когда они были зрелыми, а в это время растения часто начинали вянуть. Всего лишь в одном из одиннадцати случаев, представленных в таблице В, именно в случае с Eschscholtzia, самоопыленные растения превосходят перекрестноопыленные по весу; мы уже видели, что они превосходили их также по высоте, хотя уступали им по плодовитости, так что все преимущество перекрестного опыления ограничивается здесь репродуктивной системой. У Vandellia перекрестноопыленные растения были немного тяжелее, точно так же как и немного выше самоопыленных; но так как клейстогамные цветки на самоопыленных растениях образовали большее число более продуктивных коробочек, по сравнению с клейстогамными цветками на перекрестноопыленных растениях, то этот случай, как было замечено при описании таблицы А, должен всецело оставаться под сомнением. Перекрестноопыленное и самоопыленное потомство частично самостерильного растения *Reseda odorata* было почти одинаково по весу, однако не по высоте. В остальных восьми случаях перекрестноопыленные растения обнаруживают замечательное превосходство над самоопыленными, вдвое превышая их по весу, за исключением одного случая, но и здесь отношение столь высоко, как 100 : 67. Результаты, полученные этим путем на основании веса растений, удивительным образом подтверждают приведенные ранее факты, свидетельствующие о полезном действии перекрестного опыления между двумя растениями одной и той же линии; в тех немногих случаях, в которых растения, происшедшие от скрещивания со свежей линией, были взвешены, результаты являются сходными или даже еще более поразительными.

ГЛАВА VIII

РАЗЛИЧИЕ МЕЖДУ ПЕРЕКРЕСТНООПЫЛЕННЫМИ И САМООПЫЛЕННЫМИ РАСТЕНИЯМИ ПО КОНСТИТУЦИОНАЛЬНОЙ СИЛЕ И В ДРУГИХ ОТНОШЕНИЯХ

Бо̀льшая конституциональная сила перекрестноопыленных растений. — Действие густого посева. — Конкуренция с другими видами растений. — Самоопыленные растения более подвержены преждевременному отмиранию. — Перекрестноопыленные растения обыкновенно цветут раньше самоопыленных. — Отсутствие действия перекрестного опыления между цветками на одном и том же растении. — Описанные случаи. — Передача благоприятного действия перекрестного опыления дальнейшим поколениям. — Действие скрещивания между растениями близкородственного происхождения. — Однородная окраска цветков растений, самоопылявшихся в течение нескольких поколений и культивировавшихся при сходных условиях.

Бо̀льшая конституциональная сила перекрестноопыленных растений.— Так как почти во всех моих опытах на противоположных сторонах одних и тех же горшков сажалось одинаковое число перекрестноопыленных и самоопыленных семян или, чаще, только что начавших расти сеянцев, то они должны были выдерживать конкуренцию друг с другом, и бо̀льшая высота, вес и плодовитость перекрестноопыленных растений могут быть приписаны тому, что они обладают большей врожденной конституциональной силой. Обычно растения обеих групп в очень молодом возрасте были одинаковой высоты, но потом перекрестноопыленные растения незаметно обгоняли соответствующие растения противоположной стороны, и это показывает, что они обладали каким-то прирожденным превосходством, хотя и не проявлявшимся в очень ранний период жизни. Однако имелись некоторые заметные исключения из того правила, согласно которому обе группы растений первоначально являются равными по высоте; так, перекрестноопыленные сеянцы ракитника (*Sarothamnus scoparius*) в тот момент, когда они имели в высоту менее трех дюймов, больше чем в два раза превосходили по высоте самоопыленные растения.

После того, как перекрестноопыленные или самоопыленные растения дорастали до высоты, определенно превосходящей высоту соответствующих растений противоположной стороны, должно было наступать еще большее увеличение превосходства вследствие того, что более сильные растения отнимали питательные вещества от более слабых и затеняли их. Это, очевидно, имело место у перекрестноопыленных растений *Viola tricolor*, которые под конец окончательно подавляли

самоопыленные. Но то, что перекрестноопыленные растения имели прирожденное превосходство, независимо от конкуренции, иногда ясно обнаруживалось в тех случаях, когда обе группы растений сажались отдельно, не особенно далеко друг от друга, в хорошую землю, в открытый грунт. Это проявилось также в нескольких случаях даже у растений, росших в условиях тесной конкуренции друг с другом, именно в том, что одно из самоопыленных растений превосходило в течение некоторого времени соответствующее ему перекрестноопыленное растение противоположной стороны, которое было повреждено при какой-либо случайности или было сперва больным, но под конец одержало верх над самоопыленным. Растения восьмого поколения Ipomoea были выращены из мелких семян, образованных нездоровыми родителями, и самоопыленные растения росли сначала очень быстро, так что, когда обе группы растений имели примерно три фута в высоту, средняя высота перекрестноопыленных растений относилась к средней высоте самоопыленных, как 100 : 122; когда они были примерно шести футов в высоту, обе группы были почти равны по высоте, но под конец, имея от восьми до девяти футов в высоту, перекрестноопыленные растения ясно восстановили свое обычное превосходство и относились по высоте к самоопыленным, как 100:85.

Конституциональное превосходство перекрестноопыленных растений над самоопыленными было доказано в третьем поколении Mimulus иным путем, именно: самоопыленные семена были посеяны на одной стороне горшка, а через некоторый промежуток времени на противоположной стороне были посеяны перекрестноопыленные семена. Самоопыленные сеянцы имели, таким образом (так как я удостоверился, что семена проросли одновременно), явное преимущество перед перекрестноопыленными в момент начала состязания. Несмотря на это, самоопыленные растения были легко превзойдены (как это можно видеть в главе о Mimulus) в том случае, когда перекрестноопыленные семена были посеяны на целых два дня позже самоопыленных. Но в том случае когда промежуток был равен четырем дням, обе группы были почти равными на протяжении всей жизни. Даже в этом последнем случае перекрестноопыленные растения попрежнему обладали присущим им превосходством, так как после того, как обе группы растений выросли до своей полной высоты, они были подрезаны и, не будучи потревоженными, перенесены в больший горшок; когда в следующем году они снова выросли до своей полной высоты, они были измерены, и тогда наиболее высокие перекрестноопыленные растения относились по высоте к наиболее высоким самоопыленным, как 100 : 75, и по плодовитости (т. е. по весу семян, образованных одинаковым числом коробочек растений обеих групп) — как 100 : 34.

Мой обычный способ действия, именно — сажать несколько пар перекрестноопыленных и самоопыленных семян одинаковой стадии прорастания на противоположных сторонах одних и тех же горшков так, что растения подвергались умеренно жестокой взаимной конкуренции,— был, по-моему, самым лучшим, какому можно было следовать, и являлся прекрасной проверкой того, что происходит в природных условиях. Ибо растения, высеваемые природой, всходят обыкновенно скученно и почти всегда подвергаются очень жестокой конкуренции друг с другом и с другими видами растений.[65] Последнее соображение привело меня к постановке нескольких опытов, главным образом,

но не исключительно с Ipomoea и Mimulus, путем посева перекрестноопыленных и самоопыленных семян на противоположных сторонах больших горшков, в которых в течение долгого времени росли другие растения, или путем высева перекрестноопыленных и самоопыленных семян среди других растений на открытом воздухе. Сеянцы подвергались, таким образом, очень жестокой конкуренции с растениями других видов, и во всех подобных случаях перекрестноопыленные сеянцы обнаруживали большое превосходство над самоопыленными по силе роста.

После того как проросшие сеянцы были посажены парами на противоположных сторонах нескольких горшков, оставшиеся семена, безразлично, находились ли они в состоянии прорастания или нет, были в большинстве случаев очень густо посеяны на двух сторонах дополнительного большого горшка; таким образом, сеянцы всходили в чрезвычайно скученном состоянии и подвергались очень жестокой конкуренции и неблагоприятным условиям. В подобных случаях перекрестноопыленные растения почти неизменно обнаруживали большее превосходство над самоопыленными, чем растения, которые росли парами в горшках.

Иногда перекрестноопыленные и самоопыленные семена высевались отдельными рядами в открытом грунту, который содержался чистым от сорняков; таким образом, сеянцы не испытывали конкуренции с другими видами растений. Однако растения в каждом ряду должны были вести борьбу со смежными растениями в том же самом ряду. Когда растения вполне вырастали, в каждом ряду выбиралось несколько самых высоких растений, которые измерялись и сравнивались. Во многих случаях (однако не столь постоянно, как этого можно было ожидать) результат был тот, что перекрестноопыленные растения не превосходили по высоте самоопыленные даже приблизительно в такой большой степени, как в том случае, когда растения выращивались парами в горшках. Так, у растений Digitalis, которые конкурировали друг с другом в горшках, перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 70, тогда как растения, которые выращивались отдельно, дали отношение лишь 100 : 85. Почти тот же самый результат наблюдался у Brassica. У Nicotiana перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным в том случае, когда те и другие выращивались в крайне скученном состоянии в горшках, как 100 : 54; при выращивании в гораздо менее скученном состоянии в горшках — как 100 : 66, и при выращивании в открытом грунту, когда они подвергались, таким образом, лишь незначительной конкуренции,— как 100 : 72. С другой стороны, у Zea имелось большее различие по высоте между перекрестноопыленными и самоопыленными растениями, росшими на открытом воздухе, чем между парами, росшими в горшках в оранжерее; но это может быть приписано тому, что самоопыленные растения были более нежными, так что они страдали больше перекрестноопыленных в то время, когда обе группы растений подвергались действию холодного и сырого лета. Наконец, в одной из двух серий опытов с *Reseda odorata*, выращивавшейся рядами на открытом воздухе, а также в опытах с *Beta vulgaris* перекрестноопыленные растения вовсе не превосходили самоопыленные по высоте или превосходили их лишь на самую незначительную величину.

Врожденная способность перекрестноопыленных растений переносить неблагоприятные условия гораздо лучше, по сравнению с самоопыленными растениями, проявилась в двух случаях у Iberis и в третьем поколении Petunia любопытным образом, именно, большим превосходством по высоте перекрестноопыленных сеянцев над самоопыленными в том случае, когда обе группы выращивались в исключительно неблагоприятных условиях, тогда как благодаря особым обстоятельствам у растений, полученных из тех же самых семян, выращенных парами в горшках, имело место как раз обратное. Почти аналогичный случай наблюдался при двух других обстоятельствах у растений первого поколения Nicotiana.

Перекрестноопыленные растения всегда противостояли вредному действию внезапного перемещения на открытый воздух после того, как их содержали в оранжерее, лучше самоопыленных. Во многих случаях они переносили также значительно лучше холодную, резко переменчивую погоду. Очевидно, дело обстояло именно таким образом у некоторых перекрестноопыленных и самоопыленных растений Ipomoea, которые были внезапно перемещены из теплицы в наиболее холодную часть холодной оранжереи. Потомство растений восьмого самоопыленного поколения Mimulus, опыленного свежей линией, перенесло мороз, убивший все, без исключения, самоопыленные и перекрестноопыленные растения той же самой старой линии. Почти точно такой же результат получился и у некоторых перекрестноопыленных и самоопыленных растений *Viola tricolor*. У перекрестноопыленных растений *Sarothamnus scoparius* не были повреждены очень суровой зимой даже верхушки побегов, тогда как все самоопыленные растения были убиты до половины своей высоты, считая от верхушек, так что не были в состоянии цвести следующим летом. Молодые перекрестноопыленные сеянцы Nicotiana гораздо лучше переносили холодное и сырое лето, чем самоопыленные сеянцы. Я встретился лишь с одним исключением из правила, согласно которому перекрестноопыленные растения более устойчивы, чем самоопыленные: три длинных ряда растений Eschscholtzia, состоявшие из сеянцев от опыления свежей линией от перекрестноопыленных между собой сеянцев той же самой линии и из самоопыленных сеянцев, были оставлены незащищенными во время суровой зимы и все погибли, за исключением двух самоопыленных. Но этот случай не является столь аномальным, как это представляется сперва, так как следует вспомнить, что самоопыленные растения Eschscholtzia всегда вырастают более высокими и являются более мощными, чем перекрестноопыленные; все преимущество перекрестного опыления у этого вида ограничивается повышением плодовитости.[66]

Независимо от какой-либо внешней причины, которую можно было бы обнаружить, самоопыленные растения были более подвержены преждевременному отмиранию, чем перекрестноопыленные, и это представляется мне любопытным фактом. В то время, когда сеянцы были очень молодыми, если один из них отмирал, то его антагонист выдергивался и выбрасывался, и я думаю, что в этом раннем возрасте отмерло значительно больше самоопыленных сеянцев, чем перекрестноопыленных; но я сделал упущение и не вел учета. Однако не подлежит сомнению, что у *Beta vulgaris* большое число самоопыленных семян погибло после прорастания под землей, в то время как перекрестноопыленные семена, посеянные в это же самое время, не страдали подобным образом. Когда

растение отмирало в несколько более позднем возрасте, я отмечал этот факт; я нашел в своих записях, что из многих сот растений перекрестноопыленных погибло только семь, в то время как из числа самоопыленных таким путем было потеряно, по крайней мере, двадцать девять растений, т. е. число, более чем в четыре раза превышавшее первое. М-р Гальтон после исследования некоторых из моих таблиц замечает: «Вполне ясно, что столбцы с самоопыленными растениями включают большее число исключительно мелких растений»; частое присутствие таких слабых растений, без сомнения, стоит в тесной связи с их склонностью к преждевременному отмиранию. Самоопыленные растения Petunia заканчивали свой рост и начинали вянуть раньше, чем перекрестноопыленные, а последние — значительно раньше, чем потомство от скрещивания со свежей линией.

Период цветения. — В некоторых случаях, например, у Digitalis, Dianthus и Reseda, большее число перекрестноопыленных растений, по сравнению с самоопыленными, выбрасывало цветоносные побеги; но, вероятно, это было просто результатом большей силы их роста, так как в первом поколении *Lobelia fulgens*, в котором самоопыленные растения сильно превосходили по высоте перекрестноопыленные, некоторые из последних не образовали цветоносных побегов. У большого числа видов перекрестноопыленные растения обнаруживали хорошо заметную тенденцию цвести раньше самоопыленных, росших в тех же самых горшках. Следует, однако, заметить, что для многих видов не велся учет цветения, а когда велся учет цветения, наблюдение велось лишь над зацветанием первого растения в каждом горшке, несмотря на то, что в этом же самом горшке росло две или более двух пар растений. Я приведу теперь три списка: первый — список видов, у которых первое зацветшее растение было перекрестноопыленное, второй, — в котором первое зацветшее растение было самоопыленное, и третий — список тех видов, у которых перекрестноопыленные и самоопыленные растения цвели одновременно.

Виды, у которых растения, зацветшие первыми, происходили от перекрестного опыления

Ipomoea purpurea. — Я отметил в своих записях, что во всех десяти поколениях многие из перекрестноопыленных растений цвели раньше самоопыленных, но детального учета не велось.

Mimulus luteus (*первое поколение*). — Десять цветков на перекрестноопыленных растениях вполне распустились прежде, чем распустился хотя бы один цветок на самоопыленных.

Mimulus luteus (*второе и третье поколения*). — В обоих этих поколениях перекрестноопыленное растение цвело в каждом из трех горшков раньше, чем хотя бы одно из самоопыленных.

Mimulus luteus (*пятое поколение*).—Во всех трех горшках перекрестноопыленное растение цвело первым; однако самоопыленные растения, принадлежавшие к новой высокой разновидности, относились по высоте к перекрестноопыленным, как 126:100.

Mimulus luteus. — Растения, происшедшие от скрещивания со свежей линией, так же как и перекрестноопыленные между собой растения старой линии, цвели раньше самоопыленных в девяти горшках из десяти.

Salvia coccinea. — Перекрестноопыленное растение цвело раньше какого-либо из самоопыленных в каждом из трех горшков.

Origanum vulgare. — В продолжение двух последовательных сезонов многие перекрестноопыленные растения цвели раньше самоопыленных.

Brassica oleracea (*первое поколение*). — Все перекрестноопыленные растения, росшие в горшках и в открытом грунту, цвели первыми.

Brassica oleracea (*второе поколение*). — Перекрестноопыленное растение в трех горшках из четырех цвело раньше, чем какое-либо из самоопыленных.

Iberis umbellata. — В обоих горшках перекрестноопыленное растение цвело первым.

Eschscholtzia californica. — Растения, происшедшие от бразильской линии, опыленной английской линией, в пяти горшках из девяти цвели первыми: в четырех из них первыми цвели самоопыленные растения, и ни в одном горшке не цвело первым растение от перекрестного опыления между растениями старой линии.

Viola tricolor. — Перекрестноопыленное растение из шести горшков в пяти цвело раньше, чем какое-либо из самоопыленных.

Dianthus caryophyllus (*первое поколение*). — На двух больших грядах растений четыре растения из числа перекрестноопыленных цвели раньше, чем какое-либо из самоопыленных.

Dianthus caryophyllus (*второе поколение*). — В обоих горшках перекрестноопыленное растение цвело первым.

Dianthus caryophyllus (*третье поколение*). — Из четырех горшков в трех перекрестноопыленные растения цвели первыми, однако перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным лишь как 100 : 99, но по весу — как 100 : 49.

Dianthus caryophyllus. — Растения, происшедшие от опыления свежей линией, и перекрестноопыленные между собой растения старой линии в девяти горшках из десяти цвели раньше самоопыленных.

Hibiscus africanus. — Из четырех горшков в трех перекрестноопыленное растение цвело раньше, чем какое-либо из самоопыленных; однако последние относились по высоте к перекрестноопыленным, как 109 : 100.

Tropaeolum minus. — Из четырех горшков в трех перекрестноопыленное растение цвело раньше, чем какое-либо из самоопыленных, а в четвертом они цвели одновременно.

Limnanthes douglasii. — Из пяти горшков в четырех перекрестноопыленное растение цвело раньше, чем какое-либо из самоопыленных.

Phaseolus multiflorus. — В обоих горшках перекрестноопыленное растение цвело первым.

Specularia speculum. — Во всех четырех горшках перекрестноопыленное растение цвело первым.

Lobelia ramosa (*первое поколение*). — Во всех четырех горшках перекрестноопыленное растение цвело раньше, чем какое-либо из самоопыленных.

Lobelia ramosa (*второе поколение*). — Во всех четырех горшках перекрестноопыленное растение цвело на несколько дней раньше, чем какое-либо из самоопыленных.

Nemophila insignis. — Из пяти горшков в четырех перекрестноопыленное растение цвело первым.

Borago officinalis. — В обоих горшках перекрестноопыленное растение цвело первым.

Petunia violacea (*второе поколение*). — Во всех трех горшках перекрестноопыленное растение цвело первым.

Nicotiana tabacum. — В пятнадцати горшках из шестнадцати растение, происшедшее от скрещивания со свежей линией, цвело раньше, чем какое-либо из самоопыленных растений четвертого поколения.

Cyclamen persicum. — В продолжение двух последовательных сезонов во всех четырех горшках перекрестноопыленное растение цвело на несколько недель раньше, чем какое-либо из самоопыленных растений.

Primula veris (*равностолбчатая разновидность*). — Во всех трех горшках перекрестноопыленное растение цвело первым.

Primula sinensis. — Во всех четырех горшках растения, происшедшие от иллегитимного опыления между разными растениями, цвели раньше, чем какое-либо из самоопыленных растений.

Primula sinensis. — Из восьми горшков в семи легитимно опыленное растение цвело раньше, чем какое-либо из самоопыленных растений.

Fagopyrum esculentum. — Во всех трех горшках легитимно опыленное растение цвело на один-два дня раньше, чем какое-либо из самоопыленных растений.

Zea mays. — Во всех четырех горшках перекрестноопыленное растение цвело первым.

Phalaris canariensis. — Перекрестноопыленные растения цвели раньше самоопыленных в открытом грунту, но в горшках они цвели одновременно.

Виды, у которых растения, зацветшие первыми, происходили от самоопыления

Eschscholtzia californica (*первое поколение*). — Перекрестноопыленные растения первоначально были выше, чем самоопыленные, но во время их вторичного роста в следующем году самоопыленные превосходили перекрестноопыленные по высоте, и тогда из четырех горшков в трех они цвели первыми.

Lupinus luteus. — Несмотря на то, что перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 82, все же во всех трех горшках самоопыленные растения цвели первыми.

Clarkia elegans. — Несмотря на то, что перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, как и в последнем случае, т. е. как 100 : 82, все же в двух горшках самоопыленные растения цвели первыми.

Lobelia fulgens (*первое поколение*). — Перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным лишь, как 100 : 127, и последние цвели намного раньше перекрестноопыленных.

Petunia violacea (*третье поколение*). — Перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 131, и из четырех горшков в трех самоопыленные растения цвели первыми; в четвертом горшке — одновременно.

Petunia violacea (*четвертое поколение*). — Несмотря на то, что перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 69, все же из пяти горшков в трех самоопыленные растения цвели первыми; в четвертом горшке — одновременно, и лишь в пятом горшке перекрестноопыленное растение цвело первым.

Nicotiana tabacum (*первое поколение*). — Перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным лишь, как 100 : 178, и самоопыленное растение цвело первым во всех четырех горшках.

Nicotiana tabacum (*третье поколение*). — Перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 101, и из пяти горшков в четырех самоопыленное растение цвело первым.

Canna warscewiczi. — В трех поколениях, взятых вместе, перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 101; в первом поколении самоопыленные растения обнаруживали некоторую склонность цвести первыми, и в третьем поколении из двенадцати горшков в девяти они цвели первыми.

Виды, у которых перекрестноопыленные и самоопыленные растения цвели почти одновременно

Mimulus luteus (*шестое поколение*). — Перекрестноопыленные растения уступали в отношении высоты и мощности самоопыленным, которые все принадлежали к новой белоцветковой высокой разновидности; однако только в половине горшков самоопыленные растения цвели первыми, а в другой половине первыми цвели перекрестноопыленные.

Viscaria oculata. — Перекрестноопыленные растения были лишь немного выше самоопыленных (именно — в отношении 100 : 97), но значительно более плодовиты; однако обе группы цвели почти одновременно.

Lathyrus odoratus (*второе поколение*). — Хотя перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 88, однако заметной разницы в сроке их цветения не было.

Lobelia fulgens (*второе поколение*). — Хотя перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 91, однако цвели они одновременно.

Nicotiana tabacum (*третье поколение*). — Хотя перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 83, однако в половине горшков самоопыленное растение цвело первым, а в другой половине первым цвело перекрестноопыленное растение.

Эти три списка включают пятьдесят восемь * случаев, в которых учитывался срок цветения перекрестноопыленных и самоопыленных растений. В сорока четырех ** из этих случаев перекрестноопыленное растение цвело первым либо в большей части горшков, либо во всех; в девяти случаях самоопыленное растение цвело первым, а в пяти случаях обе группы цвели одновременно. Одним из наиболее поразительных случаев является случай с Cyclamen, в котором перекрестноопыленные растения в течение двух сезонов во всех четырех горшках цвели на несколько недель раньше самоопыленных. Во втором поколении *Lobelia ramosa* во всех четырех горшках перекрестноопыленное растение цвело на несколько дней раньше, чем цвело какое-либо из самоопыленных. Растения, происходившие от скрещивания со свежей линией, обычно обнаруживали очень сильно заметную тенденцию цвести раньше самоопыленных и перекрестноопыленных между собой растений старой линии; все три группы росли в одних и тех же горшках. Так, у Mimulus и Dianthus из десяти горшков лишь в одном, а у Nicotiana лишь в одном горшке из шестнадцати самоопыленное растение цвело раньше растений двух перекрестноопыленных категорий, причем последние цвели почти одновременно.

Рассмотрение двух первых списков, в особенности второго, показывает, что склонность цвести первыми обычно связана с большей силой роста, т. е. с большей высотой. Но имеются некоторые замечательные исключения из этого правила, доказывающие, что при этом вступает в силу какая-то другая причина. Так, перекрестноопыленные растения как у *Lupinus luteus*, так и у *Clarkia elegans* относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 82, и, однако, самоопыленные цвели первыми. В третьем поколении Nicotiana и во всех трех поколениях

* [В оригинале ошибочно сказано — 58. Должно быть — 48. — *Ред.*]
** [В оригинале ошибочно сказано — 44. Должно быть — 34. — *Ред.*]

Canna перекрестноопыленные и самоопыленные растения были почти одинаковой высоты, и, однако, самоопыленные обнаруживали тенденцию цвести первыми. С другой стороны, у *Primula sinensis* растения, происшедшие от перекрестного опыления между двумя различными особями, вне зависимости от того, были ли последние опылены между собой легитимно или иллегитимно, цвели раньше, чем растения, самоопыленные иллегитимно, несмотря на то, что в обоих случаях все растения были почти равны по высоте. Таким же образом в отношении высоты и цветения дело обстояло у Phaseolus, Specularia и Borago. Перекрестноопыленные растения Hibiscus уступали по высоте самоопыленным в отношении 100 : 109, и, однако, из четырех горшков в трех они цвели раньше самоопыленных. В общем не может быть сомнения в том, что перекрестноопыленные растения обнаруживают тенденцию цвести раньше самоопыленных, хотя в большинстве случаев не столь заметную, как тенденция вырастать до большей высоты, иметь больший вес и быть более плодовитыми.

Заслуживает быть отмеченным небольшое число случаев, не включенных в три приведенных выше списка. Во всех трех горшках с *Viola tricolor* перекрестноопыленные естественным путем растения, представлявшие собой потомство перекрестноопыленных растений, цвели раньше тех перекрестноопыленных естественным путем растений, которые являлись потомством самоопыленных растений. Цветки на двух растениях *Mimulus luteus*, происходивших от самоопыления и представлявших шестое поколение, были опылены между собой перекрестно, а другие цветки на тех же самых растениях были опылены своей собственной пыльцой; таким образом были получены перекрестноопыленные сеянцы и сеянцы седьмого самоопыленного поколения, и последние цвели раньше перекрестноопыленных в трех горшках из пяти. Цветки на растении как *Mimulus luteus*, так и *Ipomoea purpurea* были перекрестно опылены пыльцой из других цветков того же самого растения, а другие цветки были опылены своей собственной пыльцой; таким образом были получены перекрестноопыленные сеянцы этого своеобразного типа и другие сеянцы, самоопыленные в тесном смысле слова. В случае с Mimulus самоопыленные растения цвели первыми в семи горшках из восьми, а в случае с Ipomoea — в восьми горшках из десяти; таким образом, перекрестное опыление между цветками на одном и том же растении далеко не давало возникающему таким путем потомству какого-либо преимущества в отношении срока цветения по сравнению с растениями самоопыленными в тесном смысле слова.

Действие перекрестного опыления между цветками на одном и том же растении

При обсуждении результатов перекрестного опыления свежей линией, приведенных в таблице С в предыдущей (VII) главе, было показано, что один только акт перекрестного опыления сам по себе не приносит пользы, но что проистекающие отсюда выгоды зависят от того, что перекрестноопыленные между собой растения либо представляют собой отличные друг от друга разновидности, которые почти наверное должны несколько различаться по конституции, либо оттого, что прародители растений, которые перекрестно опыляются между собой,

несмотря на то, что они тождественны по всем внешним признакам, подвергались действию несколько различных условий и таким образом приобрели некоторое небольшое различие по конституции. Все цветки, образованные одним и тем же растением, развились из одного и того же семени; те из них, которые распускаются в одно и то же время, подвергались в точности одним и тем же климатическим влияниям, и все стебли питались одними и теми же корнями. Поэтому, в согласии с только что сообщенным заключением, не должно получаться никакой пользы от перекрестного опыления между цветками на одном и том же растении.* В противоречии с этим заключением находится тот факт, что почка в известном смысле является отличным индивидуумом и способна иногда, или даже нередко, приобретать новые внешние признаки, так же как и новые конституциональные особенности. Растения, выращенные из почек, которые изменились таким образом, можно в течение долгого времени размножать прививкой, черенками и т. д., а иногда даже путем семенного размножения (generation).** Таким образом, существуют многочисленные виды, у которых цветки на одном и том же растении отличаются друг от друга, например в отношении половых органов у однодомных и полигамных растений, по строению краевых цветков у многих Compositae, Umbelliferae и др., по строению центрального цветка у некоторых растений, по наличию двух сортов цветков, образуемых клейстогамными видами, и [по другим признакам] во многих других подобных случаях. Эти примеры ясно доказывают, что цветки на одном и том же растении часто изменялись независимо друг от друга во многих важных отношениях, причем подобные изменения фиксировались таким же образом, как изменения на различных растениях в процессе развития вида.[67]

Поэтому было необходимо установить путем опыта, каков будет эффект перекрестного опыления между собой цветков на одном и том же растении по сравнению с опылением их собственной пыльцой или по сравнению с опылением пыльцой от другого растения. Опыты были старательно произведены с пятью родами, принадлежавшими к четырем

* Однако возможно, что тычинки, которые отличаются по длине или строению в одном и том же цветке, могут образовывать пыльцу, различающуюся по природе, и этим путем перекрестное опыление между различными цветками одного и того же растения может быть сделано эффективным. М-р Мэкнаб констатирует в сообщении, адресованном Верло (Verlot, «La Production des Variétés», 1865, стр. 42), что сеянцы, происшедшие из пыльцы более коротких и более длинных тычинок рододендрона, различаются по характеру; но более короткие тычинки, повидимому, переходят в рудиментарное состояние, и сеянцы являются карликовыми; таким образом, этот результат, быть может, обусловливается просто отсутствием оплодотворяющей силы в пыльце, как в случае с карликовыми растениями Mirabilis, полученными Нодэном при употреблении слишком малого количества пыльцевых зерен. Аналогичные утверждения были сделаны в отношении тычинок Pelargonium. У некоторых из Melastomaceae сеянцы, выращенные мною из цветков, опыленных пыльцой из более коротких тычинок, определенно отличались по внешности от сеянцев, выращенных из цветков, опыленных пыльцой из более длинных тычинок, с иначе окрашенными пыльниками; но здесь опять имеется некоторое основание думать, что более короткие тычинки стоят на пути исчезновения. В сильно отличающемся случае триморфных гетеростильных растений две группы тычинок в одном и том же цветке имеют весьма различную оплодотворяющую способность.

** Я привел многочисленные случаи подобных почковых вариаций в «Variation of Animals and Plants under Domestication», гл. XI, 2 изд., т. I, стр. 448. [См. настоящее издание, том 4].

семействам, и лишь в одном случае, именно у Digitalis, потомство от перекрестного опыления между цветками на одном и том же растении получило от этого выгоду, и эта выгода была здесь незначительна по сравнению с выгодой, проистекающей в результате перекрестного опыления между разными растениями. В главе о плодовитости, когда мы будем рассматривать действие перекрестного опыления и самоопыления на продуктивность родительских растений, мы придем почти к тому же самому результату, именно, что перекрестное опыление между цветками на одном и том же растении совершенно не повышает числа семян, либо повышает лишь изредка и в слабой степени. Теперь я приведу краткое содержание результатов пяти проделанных опытов.

(1) *Digitalis purpurea.*— Сеянцы, полученные от перекрестного опыления цветков на одном и том же растении, и другие, полученные из цветков, опыленных своей собственной пыльцой, были выращены обычным способом, в условиях конкуренции друг с другом, на противоположных сторонах десяти горшков. Об этом и о четырех следующих случаях подробности можно найти под соответствующими каждому виду заголовками. В восьми горшках, где растения росли не очень скученно, цветочные стебли шестнадцати перекрестноопыленных между собой растений относились по высоте к цветочным стеблям шестнадцати самоопыленных растений, как 100 : 94. В двух других горшках, в которых растения росли в большой скученности, цветочные стебли девяти перекрестноопыленных растений относились по высоте к цветочным стеблям самоопыленных растений, как 100 : 90. То, что перекрестноопыленные между собой растения в этих двух последних горшках имели реальное превосходство над соответствующими им самоопыленными растениями противоположной стороны, хорошо проявилось в их относительном весе, установленном после того, как они были срезаны; соотношение веса было равно здесь 100 : 78. Средняя высота цветочных стеблей на двадцати пяти перекрестноопыленных между собой растениях в десяти горшках, вместе взятых, относилась к высоте цветочных стеблей на двадцати пяти самоопыленных растениях, как 100 : 92. Таким образом, перекрестноопыленные растения, несомненно, превосходили в известной степени самоопыленные; но их превосходство было небольшим, по сравнению с тем превосходством, которое обнаруживало потомство от перекрестного опыления между различными растениями над самоопыленным потомством; оба последних потомства по высоте находились друг к другу в отношении 100 : 70. Последнее отношение также не отражает вполне правильно большого превосходства растений, происшедших от перекрестного опыления между различными особями, над растениями самоопыленными, так как первые образовали цветочные стебли в количестве, больше чем вдвое превосходившем число, которое образовали последние, и были меньше подвержены преждевременному отмиранию.

(2) *Ipomoea purpurea.*— Тридцать одно перекрестноопыленное растение, полученное от опыления между цветками на одних и тех же растениях, было выращено в десяти горшках, в условиях конкуренции с таким же числом самоопыленных растений, и первые относились по высоте ко вторым, как 100 : 105. Таким образом, самоопыленные растения были немного выше, чем перекрестноопыленные между собой, и из десяти горшков в восьми самоопыленные растения цвели раньше, чем какое-либо из перекрестноопыленных растений в этих же самых

горшках. Растения, которые находились не в очень скученном состоянии в девяти горшках и представляли наилучший стандарт для сравнения, были срезаны и взвешены; вес двадцати семи перекрестноопыленных растений относился к весу двадцати семи самоопыленных, как 100 : 124; таким образом, путем этого испытания было отчетливо выражено превосходство самоопыленных растений. К этой теме — превосходству в некоторых случаях самоопыленных растений — я должен буду вернуться в одной из следующих глав. Если мы вернемся теперь к потомству от перекрестного опыления между различными растениями в том случае, когда оно поставлено в условия конкуренции с самоопыленными растениями, то мы найдем, что средняя высота семидесяти трех подобных перекрестноопыленных растений на протяжении десяти поколений относилась к средней высоте такого же числа самоопыленных растений, как 100 : 77; а у растений десятого поколения отношение веса было равно 100 : 44. Таким образом, контраст между действием перекрестного опыления цветков на одном и том же растении и действием перекрестного опыления цветков на различных растениях является удивительно большим.

(3) *Mimulus luteus.*— Двадцать два растения, полученные путем перекрестного опыления цветков на одном и том же растении, были выращены в условиях конкуренции с таким же самым числом самоопыленных растений; первые относились к последним по высоте, как 100 : 95, или, если исключить четыре карликовых растения, как 100 : 101, и по весу, как 100 : 103. Из восьми горшков в семи самоопыленное растение цвело раньше, чем какое-либо из перекрестноопыленных между собой растений. Таким образом, здесь опять самоопыленные растения обнаруживают небольшое превосходство над растениями, опыленными между собой перекрестно. Ради сравнения я могу добавить, что сеянцы, полученные на протяжении трех поколений путем перекрестного опыления между различными растениями, относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 65.

(4) *Pelargonium zonale.*— Два растения, росшие в отдельных горшках, выведенные черенками от одного и того же растения и поэтому представлявшие собой в действительности части одной и той же особи, были перекрестно опылены между собой, а другие цветки на одном из этих растений были самоопылены; но сеянцы, полученные этими двумя способами, не различались по высоте. Когда, с другой стороны, цветки на одном из упомянутых выше растений были перекрестно опылены пыльцой, взятой от другого сеянца, а другие цветки были самоопылены, полученное таким образом перекрестноопыленное потомство относилось по высоте к самоопыленному потомству, как 100 : 74.

(5) *Origanum vulgare.*— Растение, которое в течение долгого времени культивировалось в моем огороде, распространилось путем отпрысков, образовав большую гряду или заросль растений. Сеянцы, полученные путем перекрестного опыления между собой цветков на этих растениях, которые, строго говоря, представляли то же самое растение, и другие сеянцы, полученные из самоопыленных цветков, тщательно сравнивались, начиная с самого раннего возраста до зрелости; они совершенно не отличались по высоте или конституциональной силе. Некоторые цветки на этих сеянцах были затем перекрестно опылены пыльцой, взятой от другого сеянца, а другие цветки были самоопылены; таким образом были получены две новые группы сеянцев, которые были

внуками растения, распространившегося путем отпрысков и образовавшего большую заросль в моем саду. Эти две группы сильно различались по высоте, — перекрестноопыленные растения относились по высоте к самоопыленным, как 100 : 86. Они различались также в удивительной степени по конституциональной силе. Перекрестноопыленные растения цвели первыми и образовали ровно вдвое больше цветочных стеблей; впоследствии они разрослись при помощи отпрысков до такой степени, что почти заглушили самоопыленные растения.

Если мы пересмотрим эти пять случаев, то увидим, что в четырех из них влияние перекрестного опыления между цветками на одном и том же растении (даже на отводках одного и того же растения, растущих на отдельных корнях, как у Pelargonium и Origanum) не отличается от действия самого тесного самоопыления. Действительно, в двух случаях самоопыленные растения слегка превосходили перекрестноопыленные подобным образом растения. У Digitalis перекрестное опыление между цветками на одном и то́м же растении определенно принесло некоторую пользу, однако очень незначительную по сравнению с той, которая получается при перекрестном опылении между разными растениями. В общем, результаты, к которым мы здесь приходим, если мы будем иметь в виду то, что цветочные почки являются до известной степени отличными друг от друга особями и изредка изменяются независимо друг от друга, — хорошо согласуются с нашим общим заключением о том, что преимущества, проистекающие от перекрестного опыления, зависят от того, что прародители перекрестно опыляемых между собой растений обладают несколько отличной конституцией, либо вследствие того, что они подвергались действию неодинаковых условий, либо вследствие того, что они изменились по неизвестным причинам тем способом, который мы по своему незнанию вынуждены называть произвольным [спонтанным]. В будущем я должен буду вернуться к этому вопросу о неэффективности перекрестного опыления между цветками на одном и том же растении, когда мы будем обсуждать ту роль, какую играют насекомые при перекрестном опылении цветков.[68]

О передаче благоприятного действия перекрестного опыления и вредного действия самоопыления. — Мы видели, что сеянцы от перекрестного опыления между разными растениями почти всегда превосходят соответствующие им самоопыленные растения противоположной стороны по высоте, весу и конституциональной силе и, как будет потом показано, часто по плодовитости. Для того, чтобы установить, будет ли это превосходство передаваться дальше первого поколения, в трех случаях были получены сеянцы от перекрестноопыленных и самоопыленных растений, причем обе группы опылялись одинаковым образом и, следовательно, не так, как во многих случаях, приведенных в таблицах A, B и C, где перекрестноопыленные растения снова были опылены перекрестно, а самоопыленные — снова самоопылены.

Во-первых, были получены сеянцы из самоопыленных семян, образованных под сеткой перекрестноопыленными и самоопыленными растениями *Nemophila insignis*, и последние относились по высоте к первым, как 133 : 100. Но эти сеянцы стали очень нездоровыми в раннем возрасте и росли так неравномерно, что некоторые из них в обеих группах в пять раз превышали по высоте остальные. Поэтому этот опыт не имел никакой ценности, но я считал своей обязанностью

привести его, как опыт, противоречивший моему общему заключению. Я должен указать, что в этом и в двух следующих опытах обе группы растений выращивались на противоположных сторонах одних и тех же горшков и во всех отношениях подвергались одному и тому же режиму. Подробности опытов можно найти под заголовком каждого вида.

Во-вторых, перекрестноопыленное и самоопыленное растения анютиных глазок (*Viola tricolor*) росли поблизости друг от друга в открытом грунту и вблизи других растений анютиных глазок, и так как оба растения образовали огромное количество очень хороших коробочек, то цветки на обоих растениях, несомненно, были перекрестно опылены насекомыми. С обоих растений были собраны семена, и из последних выращены сеянцы. Сеянцы перекрестноопыленных растений цвели во всех трех горшках раньше сеянцев самоопыленных растений, и, когда они вполне выросли, первые относились по высоте ко вторым, как 100 : 82. Так как обе группы растений являлись продуктом перекрестного опыления, то различие в их росте и периоде цветения явно обусловливалось тем, что их родители происходили от перекрестного опыления и от самоопыления; точно так же ясно, что они передали различную конституциональную силу своему потомству — внукам растений, которые были первоначально опылены перекрестно и самоопылены.

В-третьих, душистый горошек (*Lathyrus odoratus*) обычно у нас в стране [Англии] самоопыляется. Так как я имел растения, родители и деды которых были искусственно опылены перекрестно, и другие растения, происходившие от тех же самых родителей, самоопылявшихся на протяжении многих предшествующих поколений, то этим двум группам растений была предоставлена возможность самоопыляться под сеткой, и были собраны их самоопыленные семена. Полученные этим путем сеянцы были выращены обычным способом, в условиях конкуренции друг с другом, и отличались по своей силе роста. Сеянцы от самоопыленных растений, которые в течение двух предшествовавших поколений опылялись перекрестно, относились по высоте к сеянцам растений, самоопылявшихся на протяжении многих предшествовавших поколений, как 100 : 90. Эти две группы семян равным образом были подвергнуты испытанию, будучи посеяны в очень неблагоприятных условиях в бедную истощенную землю, и растения, деды и прадеды которых были опылены перекрестно, обнаружили несомненным образом свою большую конституциональную силу. В этом случае, как и в случае с анютиными глазками, не могло быть сомнения, что преимущество, проистекающее от перекрестного опыления между двумя растениями, не ограничивается потомством первого поколения.[69] То, что конституциональная сила, обусловленная происхождением от перекрестноопылявшихся родителей, передается на протяжении многих поколений, может также считаться в высшей степени вероятным на основании факта существования некоторых сортов обыкновенного гороха Эндрью Найта, которые были выведены путем скрещивания разных разновидностей и, без сомнения, после этого самоопылялись в каждом последующем поколении. Эти сорта продолжали существовать свыше шестидесяти лет, «но их слава в настоящее время миновала». * С другой стороны, большинство сортов обыкновенного гороха, относи-

* См. относящиеся сюда доказательства в моей работе «Variation under Domestication», гл. IX, т. I, 2 изд., стр. 397 [См. настоящее издание, том 4].

тельно которых нет основания считать, что они обязаны своим происхождением скрещиванию, имели гораздо более короткий срок существования. Также и некоторые из сортов м-ра Лакстона, полученные путем искусственного скрещивания, сохраняли свою удивительную силу и пышность на протяжении значительного числа поколений; но, как сообщил мне м-р Лакстон, его наблюдения не простираются дальше двенадцати поколений, на протяжении каковых срока Лангстон совершенно не замечал какого-либо уменьшения мощности у своих растений.

Здесь следует отметить еще один близкий к этому пункт. Так как сила наследования у растений велика (чему можно привести многочисленные доказательства), то почти несомненно, что сеянцы из одной и той же коробочки или от одного и того же растения будут иметь склонность наследовать почти одну и ту же конституцию; так как преимущество, проистекающее от перекрестного опыления, зависит от того, что перекрестноопыленные между собой растения несколько различаются по конституции, то можно считать вероятным, что при сходных условиях перекрестное опыление между наиболее близко родственными особями не будет оказывать на потомство благоприятного действия в такой большой степени, как перекрестное опыление между неродственными между собой растениями. В подтверждение этого заключения мы имеем некоторые доказательства, так как Фриц Мюллер показал в своих ценных опытах над гибридными Abutilon, что соединение братьев и сестер, родителей и детей и других близких родственников является чрезвычайно вредным для плодовитости потомства. Кроме того, в одном случае сеянцы от таких близких родственников обладали очень слабой конституцией. * Этот же самый наблюдатель нашел ** также три экземпляра Bignonia, росших в непосредственной близости друг от друга. Он опылил двадцать девять цветков на одном из них их собственной пыльцой, и они не завязали ни одной коробочки. Тридцать цветков были затем опылены пыльцой от другого растения, одного из трех росших вместе, и дали всего две коробочки. Наконец, пять цветков были опылены пыльцой от четвертого растения, росшего на некотором расстоянии, и все пять образовали коробочки. Поэтому представляется вероятным, как это высказывает Мюллер, что три растения, росшие поблизости друг от друга, были сеянцами одного и того же родителя, и что вследствие того, что они были близко родственны, они были мало способны оплодотворять друг друга. ***

Наконец, тот факт, что перекрестноопыленные между собой растения в таблице А в позднейших поколениях не превосходили по высоте все в большей и большей степени — самоопыленные, вероятно, является следствием того, что они становились все более и более тесно родственными между собой.

Однородная окраска цветков у растений, самоопылявшихся и выращивавшихся в сходных условиях в течение нескольких поколений.—

* F. Müller, «Jenaische Zeitschrift für Naturw.», т. VII, стр. 22 и 45, 1872 и 1873, стр. 441—450.

** F. Müller, «Bot. Zeitung», 1868, стр. 626.

*** Некоторые замечательные случаи этого рода приведены в «Variation under Domestication», гл. XVII, 2 изд., т. 2, стр. 121, и касаются гибридов Gladiolus и Cistus; каждый из этих гибридов мог быть оплодотворен пыльцой любого другого, но не своей собственной. [См. настоящее издание, том 4].

В начале моих опытов родительские растения *Mimulus luteus*, *Ipomoea purpurea*, *Dianthus caryophyllus* и *Petunia violacea*, выращенные из покупных семян, сильно варьировали по окраске своих цветков. Это имеет место у многих растений, которые долго культивировались в качестве декоративных для цветочных садов и размножались семенами. Окраска цветков являлась пунктом, на который я первоначально не обращал ни малейшего внимания, и никакого отбора не велось. Тем не менее, цветки, образованные самоопыленными растениями вышеуказанных четырех видов, стали совершенно однородными по окраске, либо почти такими, после того как они выращивались на протяжении нескольких поколений при весьма сходных условиях. Перекрестно опылявшиеся между собой растения, которые в позднейших поколениях были более или менее близко родственны друг другу и которые точно так же культивировались все время при сходных условиях, стали более однородными по окраске своих цветков, чем их первоначальные родительские растения, но значительно менее однородными, чем самоопыленные растения. В том случае, когда самоопыленные растения одного из позднейших поколений были скрещены со свежей линией и этим путем получены сеянцы, последние представляли замечательный контраст по разнообразию оттенков окраски их цветков в сравнении с окраской цветков самоопыленных сеянцев. Так как подобные случаи, когда цветки становятся однородно окрашенными без участия отбора, представляются мне любопытными, то я приведу подробное извлечение из своих наблюдений.

Mimulus luteus.— Высокая разновидность, приносящая крупные, почти белые цветки с малиновыми пятнами, появилась среди перекрестноопыленных между собой и самоопыленных растений третьего и четвертого поколений. Эта разновидность численно так быстро возрастала, что в шестом поколении самоопыленных растений каждое отдельное растение принадлежало к этой линии. Таким же образом дело обстояло со всеми многочисленными растениями, которые были выращены, вплоть до последнего, или девятого, самоопыленного поколения. Хотя эта разновидность первоначально появилась среди перекрестноопыленных между собой растений, однако в силу того, что их потомство перекрестно опылялось между собой в каждом последующем поколении, она никогда не преобладала среди перекрестноопыленных растений, и цветки нескольких перекрестноопыленных между собой растений девятого поколения значительно отличались по окраске. С другой стороны, однообразие окраски цветков на растениях всех позднейших самоопыленных поколений было совершенно изумительно; при случайном наблюдении о них можно было бы сказать, что они все совершенно сходны, но малиновые пятна не были в точности одной и той же формы и не имели совершенно одинакового расположения. Как мой садовник, так и я сам думаем, что эта разновидность не появилась среди родительских растений, выращенных из покупных семян; но на основании ее появления среди как перекрестноопыленных, так и самоопыленных растений третьего и четвертого поколений и на основании того, что я наблюдал касательно изменчивости этого вида в других случаях, вероятно, что она может изредка возникать при некоторых обстоятельствах. Однако мы узнаём из рассматриваемого случая, что при своеобразных условиях, которым подвергались мои растения, эта особая разновидность, замечательная по своей окраске, крупности венчика

и увеличенной высоте всего растения, преобладала в шестом и во всех последующих самоопыленных поколениях, до полного вытеснения всех других разновидностей.

Ipomoea purpurea.— Первоначально мое внимание было привлечено к настоящему предмету сделанным наблюдением, что цветки на всех растениях седьмого самоопыленного поколения были однородного, замечательно густого темнопурпурного оттенка. Многие растения, которые были выращены на протяжении трех последовательных поколений, вплоть до последнего — десятого, все образовали цветки, окрашенные таким же самым образом. Они были совершенно однородными по оттенку, подобно цветкам константного вида, живущего в естественных условиях; самоопыленные растения можно было отличать с достоверностью, как отметил мой садовник, без помощи этикеток от перекрестноопыленных между собой растений позднейших поколений. Последние растения, однако, имели более однородно окрашенные цветки, чем растения, первоначально выведенные из покупных семян. Эта темнопурпурная разновидность, насколько мой садовник и я могли припомнить, не появилась ранее пятого или шестого самоопыленного поколения. Как бы то ни было, благодаря непрерывному самоопылению и культивированию растений при однородных условиях, она стала совершенно константной и вытеснила все другие разновидности.

Dianthus caryophyllus.— Самоопыленные растения третьего поколения все имели цветки в точности одной и той же бледнорозовой окраски; в этом отношении они вполне заметно отличались от растений, росших на большой гряде в непосредственной близости и выведенных из семян, купленных в том же самом садоводстве. В этом случае не является невероятным, что некоторые из родительских растений, которые впервые были самоопылены, могли дать цветки, окрашенные таким образом; но так как в первом поколении было самоопылено несколько растений, чрезвычайно невероятно, что все они давали цветки в точности того же самого оттенка, как и цветки самоопыленных растений третьего поколения. Перекрестноопыленные между собой растения третьего поколения равным образом образовали цветки почти, хотя и не вполне, столь же однообразные по окраске, как цветки самоопыленных растений.

Petunia violacea.— В этом опыте я случайно отметил в своих записях, что цветки на родительском растении, которое впервые было самоопылено, имели «грязнопурпурную окраску». В пятом самоопыленном поколении каждое из двадцати одного самоопыленного растения, росшего в горшках, и все многочисленные растения в длинном ряду на открытом воздухе образовали цветки совершенно одного и того же оттенка, именно — тусклой, довольно своеобразной, некрасивой «мясной» окраски, следовательно, в значительной степени непохожие на цветки родительского растения. Я полагаю, что это изменение окраски произошло совершенно постепенно; но я не вел протокола, так как этот вопрос не интересовал меня до того момента, пока я не был поражен однородной окраской цветков на самоопыленных растениях пятого поколения. Цветки на перекрестноопыленных между собой растениях соответствующего поколения были, главным образом, той же самой тусклой «мясной» окраски, но были далеко не столь однородны, как цветки на самоопыленных растениях; небольшое число их было очень бледной, почти белой окраски. Самоопыленные растения, которые

росли в длинном ряду в открытом грунту, были также замечательны своим однообразием по высоте, как и перекрестноопыленные между собой растения, которые обнаруживали это в меньшей степени, причем обе группы сравнивались с большим числом растений, полученных в это же самое время при сходных условиях от самоопыленных растений четвертого поколения, опыленных свежей линией. Я жалею, что не обратил внимания на однородность по высоте самоопыленных сеянцев позднейших поколений у других видов.

Эти несколько случаев кажутся мне представляющими большой интерес. Мы узнаём из них, что новые и слабые оттенки окраски могут быть быстро и прочно закреплены, независимо от какого-либо отбора, если условия поддерживаются настолько однородными, насколько это только возможно, и не допускается перекрестное опыление растений между собой. У Mimulus таким образом была закреплена не только окраска стиля гротеск, но и более крупный венчик и увеличенная высота всего растения, в то время как у большинства растений, которые в течение долгого времени культивировались с декоративной целью, ни один признак не является более изменчивым, чем признак окраски, за исключением, быть может, признака высоты. Из рассмотрения этих случаев мы можем вывести заключение, что изменчивость культурных растений в упомянутых выше отношениях обусловлена, во-первых, тем, что они подвергаются несколько разнообразным условиям, и, во-вторых, тем, что они часто опыляются между собой перекрестно, как это должно происходить вследствие свободного доступа к ним насекомых. Я не вижу, как можно избегнуть этого вывода, так как в том случае, когда упомянутые выше растения культивировались на протяжении нескольких поколений в близко сходных условиях и перекрестно опылялись между собой в каждом поколении, окраска их цветков обнаруживала в известной степени тенденцию изменяться и становиться однообразной. В том случае, когда перекрестное опыление с другими растениями той же самой линии не допускалось, т. е. в том случае, когда цветки опылялись в каждом поколении своей собственной пыльцой, — их окраска в более поздних поколениях становилась такой же однородной, как окраска растений, растущих в природных условиях, причем, по крайней мере в одном случае, это изменение окраски сопровождалось большой однородностью растений по высоте. Но говоря, что разнообразные тона окраски цветков культурных растений, с которыми обращались обычным образом, обусловливаются различиями почвы, климата и т. д., влиянию которых они подвергаются, я не хочу подразумевать под этим, что подобные изменения обусловливаются этими агентами более прямым способом, чем тот, относительно которого можно сказать, что этим способом самые различные заболевания, как, например, простуда, воспаление легких или плеврит, ревматизм и т. д., вызываются при воздействии холода. В обоих случаях конституция живого организма, на который оказывается воздействие, имеет преобладающее значение.[70]

ГЛАВА IX

ДЕЙСТВИЕ ПЕРЕКРЕСТНОГО ОПЫЛЕНИЯ И САМООПЫЛЕНИЯ НА ПРОДУКЦИЮ СЕМЯН

Плодовитость растений, происходящих от перекрестноопыленных и самоопыленных родителей в том случае, когда обе эти группы опыляются одинаковым путем. — Плодовитость родительских растений при первом перекрестном опылении и самоопылении и плодовитость их перекрестноопыленного и самоопыленного потомства, когда оно снова опыляется перекрестно и снова самоопыляется. — Сравнение плодовитости цветков, опыленных своей собственной пыльцой и пыльцой из других цветков того же самого растения. — Самостерильные растения. — Причины самостерильности. — Появление высокосамофертильных разновидностей. — Самоопыление, видимо, оказывает благоприятное действие в некоторых отношениях независимо от того, что оно обеспечивает образование семян. — Относительный вес и скорость прорастания семян из перекрестноопыленных и из самоопыленных цветков.

Настоящая глава посвящена плодовитости растений, именно тому, как на нее влияют перекрестное опыление и самоопыление. Предмет состоит из двух различных областей. Во-первых, относительная продуктивность или плодовитость цветков, перекрестно опыленных пыльцой от другого растения и своей собственной, как она проявляется в относительном числе коробочек, которые они образуют, равно как и в числе содержащихся в них семян. Во-вторых, степень врожденной плодовитости или стерильности сеянцев, полученных из перекрестноопыленных и самоопыленных семян, при том условии, что подобные сеянцы одного и того же возраста, выращены в одних и тех же условиях и опылены одинаковым образом. Эти две области рассматриваемого предмета соответствуют тем двум областям, которые должны быть приняты во внимание каждым, кто имеет дело с гибридными растениями; именно, в первую очередь, относительная продуктивность вида, когда он опыляется пыльцой от другого вида и своей собственной пыльцой, и, во вторую очередь, плодовитость его гибридного потомства. Эти две категории явлений не всегда идут параллельно; так, некоторые растения, как показал Гертнер, могут быть скрещены с большой легкостью, но дают в высшей степени стерильные гибриды, тогда как другие скрещиваются с чрезвычайной трудностью, но дают в высокой степени плодовитые гибриды.

Естественный порядок, которому надлежало бы следовать в этой главе, — это сначала рассмотреть действие на плодовитость родительских растений их скрещивания между собой и их опыления своей собственной пыльцой; но так как мы рассматривали в двух последних главах относительную высоту, вес и конституциональную силу перекрестноопыленных и самоопыленных растений, т. е. растений,

выращенных из перекрестноопыленных и самоопыленных семян, то будет удобным рассмотреть здесь сперва их относительную плодовитость. Наблюдавшиеся мною случаи приведены в следующей ниже таблице D; в них растениям, происшедшим от перекрестного опыления и происшедшим от самоопыления, была предоставлена возможность опыляться самостоятельно, причем они либо были опылены перекрестно насекомыми, либо самоопылялись естественным путем. Следует заметить, что результаты нельзя рассматривать как вполне достоверные, так как плодовитость растения является наиболее изменчивым элементом, зависящим от возраста растения, от его здоровья, природы почвы, количества предоставленной ему воды и температуры, действию которой оно подвергается. Число образованных коробочек и число содержащихся в них семян должно устанавливаться на большом числе перекрестноопыленных и самоопыленных растений одного и того же возраста и подвергавшихся во всех отношениях совершенно одинаковым воздействиям. В этих двух последних отношениях на мои наблюдения можно положиться, но достаточное число коробочек было сосчитано лишь в немногих случаях. Плодовитость или, как, быть может, правильнее ее называть, продуктивность растения зависит от числа образованных коробочек и от числа семян, которое последние содержат. Но по разным причинам, главным образом, по недостатку времени, я часто бывал вынужден полагаться лишь на одно число коробочек. Тем не менее, в наиболее интересных случаях семена были также сосчитаны или взвешены. Среднее число семян на одну коробочку является более ценным критерием плодовитости, чем число образованных коробочек. Это последнее обстоятельство отчасти зависит от размеров растения; а мы знаем, что перекрестноопыленные растения являются обычно более высокими и более тяжелыми, чем самоопыленные; но разница в этом отношении редко бывает достаточной для того, чтобы объяснить различие в числе образованных коробочек. Едва ли нужно добавлять, что в приводимой ниже таблице всегда сравнивалось одно и то же число перекрестноопыленных и самоопыленных растений. Учитывая вышеуказанные источники сомнения, приведу теперь таблицу, в которой отмечены происхождение растений, с которыми велись опыты, и способ, каким устанавливалась их плодовитость. Подробности можно найти в предшествующей части настоящей работы под заголовком каждого вида.

ТАБЛИЦА D

Относительная плодовитость растений, происшедших от перекрестноопыленных и самоопыленных родителей; обе группы опылялись одним и тем же способом. Плодовитость устанавливалась на основании различных критериев. Плодовитость перекрестноопыленных растений принята за 100

Ipomoea purpurea — первое поколение. Количества семян на одну коробочку у перекрестноопыленных и самоопыленных растений, не росших слишком тесно, самоопыленных естественным путем под сеткой, относились друг к другу	как 100 к 99
Ipomoea purpurea.— Количества семян на одну коробочку у перекрестноопыленных и самоопыленных растений, происшедших от	

Таблица D — *продолжение*

одних и тех же родителей, что и в предшествующем случае, но росших в большей скученности, самоопыленных естественным путем под сеткой, относились друг к другу	как 100 к 93
Ipomoea purpurea.— Продуктивность этих же самых растений, установленная на основании числа образованных коробочек и среднего числа семян на одну коробочку, дала отношение	» 100 » 45
Ipomoea purpurea — третье поколение.— Количества семян на одну коробочку у перекрестноопыленных и самоопыленных растений, самоопыленных естественным путем под сеткой, относились друг к другу . . .	» 100 » 94
Ipomoea purpurea.— Продуктивность тех же самых растений, установленная на основании числа образованных коробочек и среднего числа семян на одну коробочку дала отношение	» 100 » 35
Ipomoea purpurea — пятое поколение.— Количества семян на одну коробочку у перекрестноопыленных и самоопыленных растений, оставленных непокрытыми в теплице и самоопылившихся естественным путем, относились друг к другу	» 100 » 89
Ipomoea purpurea — девятое поколение.— Число коробочек на перекрестноопыленных растениях относилось к числу коробочек на самоопыленных растениях, самоопылившихся естественным путем под сеткой	» 100 » 26
Mimulus luteus.— Равные числа коробочек на растениях, происшедших от самоопыленных растений 8-го поколения, опыленных свежей линией, и на растениях 9-го самоопыленного поколения, причем обе группы растений были оставлены непокрытыми и опылялись естественным путем, содержали семян по весу в отношении	» 100 » 30
Mimulus luteus.— Продуктивность тех же самых растений, установленная на основании числа образованных коробочек и среднего веса семян на одну коробочку, дала отношение	» 100 » 3
Vandellia nummularifolia.— Количества семян на одну коробочку, полученную из клейстогамных цветков на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях, относились друг к другу	» 100 » 106
Salvia coccinea.— Перекрестноопыленные растения образовали по сравнению с самоопыленными цветки в числовом отношении	» 100 » 57

Таблица D — *продолжение*

Iberis umbellata.— Растения были оставлены непокрытыми в оранжерее; перекрестноопыленные между собой растения 3-го поколения, по сравнению с самоопыленными растениями 3-го поколения, дали семена в числовом отношении	как 100 к 75
Iberis umbellata.— Растения от перекрестного опыления между двумя разновидностями, по сравнению с самоопыленными растениями 3-го поколения, дали семян по весу в отношении	» 100 » 75
Papaver vagum.— Перекрестноопыленные и самоопыленные растения, оставленные непокрытыми, образовали коробочки в числовом отношении	» 100 » 99
Eschscholtzia californica — бразильская линия.— Растения, оставленные непокрытыми, были перекрестно опылены пчелами; коробочки на перекрестноопыленных между собой растениях 2-го поколения, по сравнению с коробочками на самоопыленных растениях 2-го поколения, содержали семена в числовом отношении	» 100 » 78
Eschscholtzia californica.— Продуктивность тех же самых растений, установленная на основании числа образованных коробочек и среднего числа семян на одну коробочку, дала отношение	» 100 » 89
Eschscholtzia californica.— Растения, оставленные непокрытыми, перекрестно опылялись пчелами; коробочки на растениях, происшедших от опыленных между собою перекрестно растений 2-го поколения бразильской линии, опыленных английской линией, по сравнению с коробочками на самоопыленных растениях 2-го поколения, содержали семена в числовом отношении .	» 100 » 63
Eschscholtzia californica.— Продуктивность тех же самых растений, установленная на основании числа образованных коробочек и среднего числа семян на одну коробочку, дала отношение	» 100 » 40
Reseda odorata.— Перекрестноопыленные и самоопыленные растения, оставленные непокрытыми и перекрестно опыленные пчелами, образовали коробочки приблизительно в числовом отношении	» 100 » 100
Viola tricolor.— Перекрестноопыленные и самоопыленные растения, оставленные непокрытыми и перекрестно опыленные пчелами, образовали коробочки в числовом отношении	» 100 » 10
Delphinium consolida.— Перекрестноопыленные и самоопыленные растения, оставленные непокрытыми в оранжерее, образовали коробочки в числовом отношении	» 100 » 56

Таблица D — *продолжение*

Viscaria oculata.— Перекрестноопыленные и самоопыленные растения, оставленные непокрытыми в оранжерее, образовали коробочки в числовом отношении	как 100 к 77
Dianthus caryophyllus.— Растения, самоопылившиеся естественным путем под сеткой; коробочки на опыленных между собой перекрестно и самоопыленных растениях 3-го поколения содержали семена в числовом отношении	» 100 » 125
Dianthus caryophyllus. — Растения, оставленные непокрытыми и опыленные перекрестно насекомыми; потомство растений, самоопылявшихся на протяжении трех поколений, а затем опыленных перекрестноопыленным в пределах группы растением той же самой линии, по сравнению с растениями 4-го самоопыленного поколения, образовало семян в весовом отношении	» 100 » 73
Dianthus caryophyllus.— Растения, оставленные непокрытыми и опыленные перекрестно насекомыми; потомство растений, самоопылявшихся на протяжении трех поколений, а затем опыленных перекрестно свежей линией, по сравнению с растениями 4-го самоопыленного поколения, образовало семян в весовом отношении	» 100 » 33
Tropaeolum minus.— Перекрестноопыленные и самоопыленные растения, оставленные непокрытыми в оранжерее, образовали семена в числовом отношении	» 100 » 64
Limnanthes douglasii.— Перекрестноопыленные и самоопыленные растения, оставленные непокрытыми в оранжерее, образовали коробочки приблизительно в числовом отношении	» 100 » 100
Lupinus luteus.— Перекрестноопыленные и самоопыленные растения 2-го поколения, оставленные непокрытыми в оранжерее, образовали семена в числовом отношении (установлено на основании небольшого числа бобов)	» 100 » 88
Phaseolus multiflorus.— Перекрестноопыленные и самоопыленные растения, оставленные непокрытыми в оранжерее, образовали семена приблизительно в отношении	» 100 » 100
Lathyrus odoratus.— Перекрестноопыленные и самоопыленные растения 2-го поколения, оставленные непокрытыми в оранжерее, но несомненно самоопыленные, образовали бобы в числовом отношении	» 100 » 91
Clarkia elegans.— Перекрестноопыленные и самоопыленные растения, оставленные непокрытыми в оранжерее, образовали коробочки в числовом отношении	» 100 » 60

Таблица D — *окончание*

Nemophila insignis.— Перекрестноопыленные и самоопыленные растения, покрытые сеткой и самоопылившиеся естественным путем в оранжерее. образовали коробочки в числовом отношении	как 100 » 29
Petunia violacea — оставленная непокрытой и опыленная перекрестно насекомыми; растения 5-го перекрестноопыленного между собой поколения и растения 5-го самоопыленного поколения образовали семена, которые относились друг к другу, если судить на основании веса равного числа коробочек	» 100 » 86
Petunia violacea — оставленная непокрытой, как в предыдущем случае; потомство растений, самоопылявшихся на протяжении четырех поколений, а затем опыленных свежей линией, и растения 5-го самоопыленного поколения образовали семена, которые относились друг к другу, судя по весу равного числа коробочек	» 100 » 46
Cyclamen persicum.— Перекрестноопыленные и самоопыленные растения, оставленные непокрытыми в оранжерее, образовали семена в числовом отношении	» 100 » 12
Anagallis collina.— Перекрестноопыленные и самоопыленные растения, оставленные непокрытыми в оранжерее, образовали коробочки в числовом отношении	» 100 » 8
Primula veris — оставленная непокрытой в открытом грунту и перекрестно опыленная насекомыми; потомство растений третьего иллегитимного поколения, опыленного свежей линией, по сравнению с растениями 4-го иллегитимного и самоопыленного поколения, образовало коробочки в числовом отношении	» 100 » 5
Эти же самые растения в следующем году . .	» 100 » 3,5
Primula veris (равностолбчатая разновидность) — оставленная непокрытой в открытом грунту и опыленная перекрестно насекомыми; потомство растений, самоопылявшихся на протяжении двух поколений и затем опыленных другой разновидностью, по сравнению с растениями 3-го самоопыленного поколения, образовало семян в числовом отношении	» 100 » 15
Primula veris (равностолбчатая разновидность) — эти же самые растения; средние числа семян на одну коробочку относились друг к другу	» 100 » 71
Primula veris (равностолбчатая разновидность).— Продуктивность этих же самых растений, установленная на основании числа образованных коробочек и среднего числа семян на одну коробочку, дала отношение	» 100 » 11

Эта таблица включает тридцать три случая,* относящихся к двадцати трем видам, и показывает степень врожденной плодовитости растений, происходящих от перекрестного опыления, по сравнению с плодовитостью растений, происходящих от самоопыления; обе группы опылялись одним и тем же способом. У многих видов, например, у Eschscholtzia, Reseda, Viola, Dianthus, Petunia и Primula, обе группы были, несомненно, опылены перекрестно насекомыми, и так же, вероятно, дело обстояло у многих других видов; но у некоторых видов, как, например, у Nemophila, и в некоторых из опытов с Ipomoea и Dianthus растения были покрыты, и обе группы самоопылились естественным путем. Это неизбежно имело место также и у коробочек, образованных клейстогамными цветками у Vandellia.

Плодовитость перекрестноопыленных растений обозначена в таблице цифрой 100, а плодовитость самоопыленных растений — другими цифрами. Имеется пять случаев, в которых плодовитость самоопыленных растений приблизительно равна плодовитости перекрестноопыленных; тем не менее, в четырех из этих случаев перекрестноопыленные растения были явно более высокими, а в пятом — несколько выше самоопыленных. Но я должен указать, что в некоторых из этих пяти случаев плодовитость обеих групп не была установлена точно: коробочки не были на самом деле сосчитаны, так как казалось, что они равны по числу и все содержат полное количество семян. Лишь всего в двух случаях (см. таблицу), именно у Vandellia и в третьем поколении Dianthus, коробочки самоопыленных растений содержали больше семян, чем коробочки на перекрестноопыленных растениях. У Dianthus отношение между числом семян, содержавшихся в самоопыленных и перекрестноопыленных коробочках, равнялось 125 : 100; обе группы растений были оставлены для самостоятельного опыления под сеткой; почти несомненно, что бо̀льшая плодовитость самоопыленных растений была здесь обязана просто тому, что они изменились и стали менее строго дихогамными, так что их пыльники и рыльца стали созревать в более близкое друг другу время, чем это свойственно этому виду. Если исключить семь только что упомянутых случаев, то останется двадцать шесть случаев, в которых перекрестноопыленные растения были явно намного более плодовитыми, иногда в необычайно сильной степени, по сравнению с самоопыленными растениями, в условиях конкуренции с которыми они росли. Наиболее поразительными являются те случаи, в которых растения, происшедшие в результате перекрестного опыления свежей линией, сравниваются с растениями одного из более поздних самоопыленных поколений; однако даже в первом поколении имеется несколько поразительных случаев, как, например, у Viola, [подобного же различия по плодовитости] между перекрестноопыленными между собой растениями одной и той же линии и растениями самоопыленными. Наиболее заслуживающими доверия результатами являются те, где продуктивность растений определялась на основании числа коробочек, образованных равным числом растений, и одновременно на основании действительного или среднего числа семян в каждой коробочке. Таких случаев в таблице имеется двенадцать, и средние величины их средней плодовитости для

* [В оригинале ошибочно сказано — тридцать три. Должно быть сорок один. — *Ред.*]

перекрестноопыленных и самоопыленных растений находятся между собой в отношении 100 : 59. Primulaceae, повидимому, особенно склонны страдать при самоопылении в отношении плодовитости.

Помещенная ниже краткая таблица Е включает четыре случая, которые были уже частично приведены в предыдущей таблице.

ТАБЛИЦА Е

Врожденная плодовитость растений от скрещивания со свежей линией, по сравнению с плодовитостью скрещенных между собой растений той же самой линии и с плодовитостью самоопыленных растений; все группы растений сравнивались в соответствующих друг другу поколениях и опылялись одинаковым способом. Плодовитость устанавливалась на основании числа или веса семян, образованных равным числом растений

	Растения от скрещивания со свежей линией	Перекрестноопыленные между собой растения этой же самой линии	Самоопыленные растения
Mimulus luteus.— Перекрестноопыленные между собой растения произошли от перекрестного опыления между двумя растениями 8-го самоопыленного поколения. Самоопыленные растения принадлежат к 9-му поколению	100	4	3
Eschscholtzia californica.— Перекрестноопыленные между собой и самоопыленные растения принадлежат ко 2-му поколению	100	45	40
Dianthus caryophyllus.— Перекрестноопыленные между собой растения произошли от самоопыленных растений 3-го поколения, опыленных перекрестно опылившимися между собой растениями 3-го поколения. Самоопыленные растения принадлежат к 4-му поколению	100	45	33
Petunia violacea.— Перекрестноопыленные между собой и самоопыленные растения относятся к 5-му поколению	100	54	46

N. B.— В приведенных выше случаях, за исключением Eschscholtzia, растения, происшедшие от скрещивания со свежей линией, принадлежат с материнской стороны к той же самой линии, что и перекрестноопыленные между собой и самоопыленные растения, и к соответствующему поколению.

Эти случаи показывают нам, насколько выше стоят по врожденной плодовитости сеянцы растений, самоопылявшихся или перекрестно опылявшихся между собой на протяжении нескольких поколений, а затем опыленных свежей линией, по сравнению с сеянцами растений старой линии, которые либо перекрестно опылялись между собой, либо самоопылялись на протяжении того же самого числа поколений. Три группы растений в каждом случае оставлялись вполне доступными для посещения их насекомыми, и их цветки, без сомнения, были перекрестно опылены последними.

Эта таблица далее показывает нам, что во всех четырех случаях перекрестноопыленные между собой растения одной и той же линии все еще имели несомненное, хотя небольшое превосходство в отношении плодовитости над самоопыленными растениями.

Что касается состояния репродуктивных органов у самоопыленных растений двух последних таблиц, то в этом отношении было сделано лишь небольшое количество наблюдений. В седьмом и восьмом поколениях Ipomoea пыльники в цветках самоопыленных растений были явно меньших размеров, чем пыльники в цветках перекрестно опылявшихся между собой растений. Склонность к стерильности у этих же самых растений проявилась также в том, что первые образовавшиеся цветки после тщательного опыления часто осыпались таким же самым образом, как это часто случается у гибридов. Точно так же цветки обнаруживали склонность к уродливостям. В четвертом поколении Petunia была сравнена пыльца, образованная самоопыленными и перекрестноопыленными между собой растениями, причем в первой было гораздо больше пустых и сморщенных зерен.

Относительная плодовитость цветков, опыленных пыльцой другого растения и своей собственной пыльцой. Эта рубрика включает цветки на родительских растениях и на перекрестноопыленных и самоопыленных сеянцах первого или какого-либо последующего поколения. — Сперва я буду говорить о родительских растениях, которые были выращены из семян, купленных в садовых питомниках или взятых от растений, росших в моем саду, либо в диком состоянии, и окруженных в каждом случае многими особями этого же самого вида. Растения, находившиеся в таких условиях, должны были обычно перекрестно опыляться между собой при помощи насекомых; таким образом сеянцы, с которыми впервые были начаты опыты, обыкновенно являлись продуктом перекрестного опыления. Следовательно, разница в плодовитости их цветков, в тех случаях, когда они опылялись перекрестно и самоопылялись, должна была обусловливаться природой употребленной пыльцы, иными словами тем, была ли взята пыльца от другого растения или из этого же самого цветка. Степень плодовитости, показанная в помещенной далее таблице F, определялась в каждом случае по среднему количеству семян на одну коробочку, которое устанавливалось либо путем подсчета, либо путем взвешивания.

Следовало бы принимать в расчет еще другой элемент, именно, относительное количество цветков, давших коробочки в тех случаях, когда они опылялись перекрестно, и в тех, когда они самоопылялись, и так как перекрестноопыленные цветки обычно образуют большее относительное количество коробочек, их превосходство в отношении плодовитости, если бы это обстоятельство было принято в расчет, было бы еще сильнее подчеркнуто, чем оно выступает в таблице F. Но если бы я поступал таким образом, то возникла бы бо̀льшая опасность впасть в ошибку, так как пыльца, нанесенная на рыльце в ненадлежащее время, не оказывает действия, независимо от ее большей или меньшей силы. Хороший пример большого различия в результатах, которые иногда получаются в том случае, если в вычисление включается число образованных коробочек по отношению к числу опыленных цветков, доставила *Nolana prostrata*. Тридцать цветков на нескольких растениях этого вида были опылены перекрестно и образовали

двадцать семь коробочек, из которых каждая содержала пять семян; тридцать два цветка на тех же самых растениях были самоопылены и образовали всего шесть коробочек, с пятью семенами в каждой. Так как число семян на одну коробочку здесь одно и то же, то плодовитость перекрестноопыленных и самоопыленных цветков представлена в таблице F, как равная, т. е. в отношении 100 : 100. Но если включить сюда цветки, которые не дали коробочек, то в таком случае окажется, что перекрестноопыленные цветки дали в среднем 4,50 семени, в то время как самоопыленные дали только 0,94 семени, так что по плодовитости они должны были бы относиться друг к другу, как 100 : 21. Я должен здесь заметить, что я нашел удобным отложить для отдельного обсуждения те случаи, где цветки обычно являются совершенно стерильными при опылении своей собственной пыльцой.

Таблица F

Относительная плодовитость цветков родительских растений, употреблявшихся в моих опытах, при опылении их пыльцой другого растения и своей собственной пыльцой. Плодовитость устанавливалась на основании среднего числа семян на одну коробочку. Плодовитость перекрестноопыленных цветков принята за 100

Ipomoea purpurea — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении (приблизительно)	100 : 100
Mimulus luteus — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена (по весу) в отношении	100 : 79
Linaria vulgaris — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 14
Vandellia nummularifolia — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 67?
Gesneria pendulina — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена (по весу) в отношении	100 : 100
Salvia coccinea — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении (приблизительно)	100 : 100
Brassica oleracea — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 25
Eschscholtzia californica (английская линия) — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена (по весу) в отношении	100 : 71
Eschscholtzia californica (бразильская линия, росшая в Англии) — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена (по весу) в отношении (приблизительно) . . .	100 : 15
Delphinium consolida — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки (самоопыленные коробочки завязались естественным путем, но результат нашел подтверждение в других фактах) дали семена в отношении . .	100 : 59

Таблица F — *продолжение*

Viscaria oculata — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена (по весу) в отношении	100 : 38
Viscaria oculata — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки (перекрестноопыленные коробочки сравнены в следующем году с коробочками, самоопылившимися естественным путем) дали семена в отношении	100 : 58
Dianthus caryophyllus — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 92
Tropaeolum minus — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 92
Tropaeolum tricolorum* — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 115
Limnanthes douglasii — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении (приблизительно)	100 : 100
Sarothamnus scoparius — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 41
Ononis minutissima — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 65
Cuphea purpurea — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 113
Passiflora gracilis — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 85
Specularia speculum — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 72
Lobelia fulgens — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении (приблизительно)	100 : 100
Nemophila insignis — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена (по весу) в отношении	100 : 69
Borago officinalis — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 60
Nolana prostrata — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 100

* *Tropaeolum tricolorum* и *Cuphea purpurea* были включены в эту таблицу, хотя сеянцы от них получены не были; но у Cuphea сравнивались между собой всего шесть перекрестноопыленных и шесть самоопыленных коробочек, а у Tropaeolum всего шесть перекрестноопыленных и одиннадцать самоопыленных коробочек. У Tropaeolum плоды образовало большее количество самоопыленных, нежели перекрестноопыленных цветков.

Таблица F — *окончание*

Petunia violacea — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена (по весу) в отношении	100 : 67
Nicotiana tabacum — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена (по весу) в отношении	100 : 150
Cyclamen persicum — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 38
Anagallis collina — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки дали семена в отношении	100 : 96
Canna warscewiczi — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки (на трех поколениях перекрестноопыленных и самоопыленных растений, взятых вместе) дали семена в отношении	100 : 85

Вторая таблица, G, дает относительную плодовитость цветков на перекрестноопыленных растениях, снова опыленных перекрестно, и цветков самоопыленных растений, снова самоопыленных, в первом или в более позднем поколении. Здесь сочетаются две причины, понижающие плодовитость самоопыленных цветков, именно: меньшая действенность пыльцы из того же самого цветка и пониженная врожденная плодовитость растений, происшедших из самоопыленных семян, которая, как мы видели в таблице D, сильно выражена. Плодовитость определялась тем же самым способом, как и в таблице F, т. е. по среднему числу семян на одну коробочку; здесь точно так же приложимы те же самые замечания, что и прежде, в отношении неодинакового относительного количества цветков, завязывающих коробочки в том случае, когда они опыляются перекрестно, и в том, когда они самоопыляются.

Таблица G

Относительная плодовитость цветков на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях первого или какого-либо из последующих поколений; первые были снова опылены пыльцой от другого растения, а последние опять опылены своей собственной пыльцой. Плодовитость устанавливалась на основании среднего числа семян на коробочку. Плодовитость перекрестноопыленных цветков принята за 100

Ipomoea purpurea — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях 1-го поколения дали семена в отношении . . .	100 : 93
Ipomoea purpurea — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях 3-го поколения дали семена в отношении . . .	100 : 94

Таблица G — *продолжение*

Ipomoea purpurea — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях 4-го поколения дали семена в отношении . . .	100 : 94
Ipomoea purpurea — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях 5-го поколения дали семена в отношении . . .	100 : 107
Mimulus luteus — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях 3-го поколения дали семена (по весу) в отношении	100 : 65
Mimulus luteus — те же растения, подвергшиеся тем же самым условиям, дали в следующем году семена (по весу) в отношении	100 : 34
Mimulus luteus — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях 4-го поколения дали семена (по весу) в отношении	100 : 40
Viola tricolor — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях 1-го поколения дали семена в отношении	100 : 69
Dianthus caryophyllus — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях 1-го поколения дали семена в отношении .	100 : 65
Dianthus caryophyllus. Цветки на самоопыленных растениях 3-го поколения были опылены пыльцой растений, опыленных между собой перекрестно а другая часть цветков была снова самоопылена. Обе группы цветков дали семена в отношении	100 : 97
Dianthus caryophyllus. Цветки на самоопыленных растениях 3-го поколения были опылены свежей линией, а другая часть цветков была снова самоопылена. Обе группы цветков дали семена в отношении	100 : 127
Lathyrus odoratus — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях 1-го поколения дали семена в отношении . . .	100 : 65
Lobelia ramosa — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях 1-го поколения дали семена (по весу) в отношении	100 : 60
Petunia violacea — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях 1-го поколения дали семена (по весу) в отношении	100 : 68

Таблица G — *окончание*

Petunia violacea — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях 4-го поколения дали семена (по весу) в отношении	100 : 72
Petunia violacea. Цветки на самоопыленных растениях 4-го поколения были опылены свежей линией, а другая их часть была снова самоопылена. Обе группы цветков дали семена (по весу) в отношении	100 : 48
Nicotiana tabacum — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях 1-го поколения дали семена (по весу) в отношении	100 : 97
Nicotiana tabacum. Цветки на самоопыленных растениях 2-го поколения были опылены пыльцой перекрестно опылившихся между собой растений, а другая часть цветков была снова самоопылена. Обе группы цветков дали семена (по приблизительной оценке) в отношении	100 : 110
Nicotiana tabacum. Цветки на самоопыленных растениях 3-го поколения были опылены свежей линией, а другая часть их была опять самоопылена. Обе группы цветков дали семена (по приблизительной оценке) в отношении	100 : 110
Anagallis collina. Цветки на красноцветковой разновидности были опылены синей разновидностью, а другая часть цветков на красной разновидности была самоопылена. Обе группы цветков дали семена в отношении .	100 : 48
Canna warscewiczi — перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на перекрестноопыленных и самоопыленных растениях трех поколений, взятых вместе, дали семена в отношении	100 : 85

Так как обе эти таблицы касаются плодовитости цветков, опыленных пыльцой от другого растения и своей собственной пыльцой, то они могут быть рассмотрены вместе. Различие между ними состоит в том, что самоопыленные цветки во второй таблице, G, были образованы самоопыленными родителями, а перекрестноопыленные цветки — перекрестноопыленными родителями, которые в более поздних поколениях стали довольно близко родственными между собой и подвергались все время почти одним и тем же условиям. Эти две таблицы включают пятьдесят случаев, относящихся к тридцати двум видам. Цветки были перекрестно опылены и самоопылены и на многих других видах, но так как число цветков, с которыми поступили таким образом, было невелико, то на результаты, поскольку дело идет о плодовитости, нельзя положиться, и они здесь не приведены. Несколько других случаев было отброшено, так как растения находились в больном

состоянии. Если мы взглянем на цифры в этих двух таблицах, выражающие отношение между средней относительной плодовитостью перекрестноопыленных и самоопыленных цветков, то увидим, что в большинстве случаев (именно в тридцати пяти из пятидесяти) цветки, опыленные пыльцой от другого растения, дают больше, а иногда намного больше, семян, чем цветки, опыленные своей собственной пыльцой, и обычно они завязывают большее относительное количество коробочек. Степень бесплодия самоопыленных цветков различается в чрезвычайно сильной мере у разных видов и даже, как мы увидим в разделе о самостерильных растениях, у особей одного и того же вида, так же как и при несколько измененных жизненных условиях. Их плодовитость колеблется в пределах от нуля до плодовитости, равняющейся плодовитости перекрестноопыленных цветков; этому факту нет объяснения. В двух таблицах имеется пятнадцать случаев, в которых число семян на одну коробочку, образованных самоопыленными цветками, является равным или даже превосходит число семян, образованных перекрестноопыленными цветками. Небольшое число этих случаев является, по-моему, случайным, т. е. они бы не повторились при вторичной проверке. Так, очевидно, обстояло дело у растений пятого поколения Ipomoea и в одном из опытов с Dianthus. Nicotiana представляет наиболее аномальный случай среди всех других, так как самоопыленные цветки на родительских растениях и на их потомках второго и третьего поколений образовали больше семян, чем образовали перекрестноопыленные цветки, но мы вернемся к этому случаю, когда будем рассматривать в высокой степени самофертильные разновидности.

Можно было бы ожидать, что различие в плодовитости между перекрестноопыленными и самоопыленными цветками должно было быть более резко заметным на таблице G, в которой растения одной группы произошли от самоопыленных родителей, чем на таблице F, в которой цветки на родительских растениях были самоопылены в первый раз. Но дело обстоит не так, насколько позволяют судить мои скудные материалы. Поэтому в настоящее время нет доказательств того, что плодовитость растений идет на уменьшение в следующих друг за другом самоопыленных поколениях, хотя имеются некоторые, довольно слабые, доказательства того, что это происходит в отношении их высоты и роста. Но мы должны иметь в виду, что в более поздних поколениях перекрестноопыленные растения стали более или менее близко родственными друг другу и подвергались все время почти однородным условиям.

Замечательно то, что не существует близкого соответствия ни у родительских растений, ни у последующих поколений между относительным числом семян, образуемых перекрестноопыленными и самоопыленными цветками, и относительной силой роста сеянцев, выращенных из таких семян. Так, перекрестноопыленные и самоопыленные цветки на родительских растениях Ipomoea, Gesneria, Salvia, Limnanthes, *Lobelia fulgens* и Nolana образовали приблизительно равное число семян; однако растения, выращенные из перекрестноопыленных семян, значительно превосходили по высоте растения, выращенные из самоопыленных семян. Перекрестноопыленные цветки Linaria и Viscaria дали много больше семян, чем самоопыленные цветки, и хотя растения, выращенные из перекрестноопыленных цветков, были выше, чем растения, выращенные из самоопыленных цветков, однако не

в соответствующей степени. У Nicotiana цветки, опыленные своей собственной пыльцой, были более продуктивны, чем цветки, опыленные пыльцой от слегка отличающейся разновидности; однако растения, выращенные из последних семян, были намного выше, тяжелее и устойчивее растений, выращенных из самоопыленных семян. С другой стороны, перекрестноопыленные сеянцы Eschscholtzia не были ни более высокими, ни более тяжелыми по сравнению с самоопыленными, хотя перекрестноопыленные цветки были гораздо более продуктивными по сравнению с самоопыленными. Но наилучшее доказательство отсутствия соответствия между числом семян, образованных перекрестноопыленными и самоопыленными цветками, и мощностью выращенного из них потомства доставили растения бразильской и европейской линий Eschscholtzia, а также некоторые отдельные растения *Reseda odorata*, так как можно было бы ожидать, что сеянцы растений, цветки которых чрезвычайно самостерильны, должны были в большей степени испытывать на себе благоприятное действие перекрестного опыления, чем сеянцы растений, которые являются умеренно или вполне самофертильными, и поэтому, очевидно, не нуждаются в том, чтобы они были опылены перекрестно. Однако ни в одном из указанных случаев не получилось подобного результата; так, например, перекрестноопыленное и самоопыленное потомства в высокой степени самофертильного растения *Reseda odorata* относились друг к другу по средней высоте, как 100 : 82, в то время как сходные потомства чрезвычайно самостерильного растения относились друг к другу по средней высоте, как 100 : 92.

Что касается врожденной плодовитости растений, происходящих от перекрестного опыления и от самоопыления, приведенной в предыдущей таблице D, т. е. числа семян, образованных обеими группами в том случае, когда их цветки опылялись одинаковым образом, — сохраняют силу почти те же самые замечания относительно отсутствия близкого соответствия между их плодовитостью и силой роста, как и в случае растений в таблицах F и G, которые только что были рассмотрены. Так, перекрестноопыленные и самоопыленные растения Ipomoea, Papaver, *Reseda odorata* и Limnanthes были почти в одинаковой мере плодовиты, и, однако, первые значительно превосходили по высоте самоопыленные растения. С другой стороны, перекрестноопыленные и самоопыленные растения Mimulus и Primula различались в чрезвычайно сильной степени по врожденной плодовитости, но по высоте и мощности они различались отнюдь не в соответствующей степени.

Во всех случаях самоопыленные цветки, включенные в таблицы E, F и G, опылялись своей собственной пыльцой; но существует другая форма самоопыления, а именно: опыление пыльцой из других цветков того же самого растения, но последний способ не дал разницы по сравнению с первым в отношении количества образованных семян, либо дал лишь небольшое различие. Ни у Digitalis, ни у Dianthus не было образовано семян при одном из этих методов больше, чем при другом, в такой степени, которую можно было бы считать достоверной. У Ipomoea значительно больше семян, именно в отношении 100 : 91, было образовано от перекрестного опыления между цветками одного и того же растения, чем от цветков, самоопыленных в узком смысле слова; но я имею основание подозревать, что этот результат был слу-

чайным. Однако у *Origanum vulgare* перекрестное опыление между цветками растений, размноженных отводками (столонами) от той же самой линии, несомненно, слегка увеличило их плодовитость. Это имело также место, как мы увидим в ближайшем параграфе, у Eschscholtzia и, возможно, у *Corydalis cava* и Oncidium; но дело обстояло иначе у Bignonia, Abutilon, Tabernaemontana, Senecio и, очевидно, у *Reseda odorata*.

Самостерильные растения

Случаи, которые должны быть здесь описаны, могли бы быть включены в таблицу F, которая дает относительную плодовитость цветков, опыленных своей собственной пыльцой и пыльцой от другого растения; но я нашел более удобным отложить эти случаи для отдельного обсуждения. Рассматриваемые случаи не следует смешивать с теми, которые будут приведены в ближайшей главе относительно цветков, являющихся стерильными в том случае, когда устраняются насекомые, так как подобная стерильность зависит не просто от того, что цветки неспособны к оплодотворению своей собственной пыльцой, но зависит от механических причин, преграждающих пыльце возможность попасть на рыльце, или от того, что пыльца и рыльце одного и того же цветка созревают в различные сроки.[71]

В семнадцатой главе «Изменений животных и растений в одомашненном состоянии» я имел случай войти в подробное рассмотрение настоящего вопроса, и поэтому здесь я приведу лишь краткий обзор описанных там случаев; но к ним следует добавить другие, так как они имеют важное значение для настоящей работы. Кёльрейтер давно уже описал растения *Verbascum phoeniceum*, которые на протяжении двух лет были стерильными при опылении своей собственной пыльцой, но легко оплодотворялись пыльцой других четырех видов; однако впоследствии эти растения сделались более или менее самофертильными, изменяясь странным образом. М-р Скотт также нашел, что этот вид, равно как и две его разновидности, является самостерильным, то же самое Гертнер нашел в случае с *Verbascum nigrum*. Согласно последнему автору, то же самое наблюдалось и у двух растений *Lobelia fulgens*, несмотря на то, что пыльца и семяпочки у обоих растений были в функционально способном состоянии по отношению к другим видам. Было найдено, что пять видов Passiflora и некоторые особи шестого вида стерильны при опылении своей собственной пыльцой; но небольшие изменения условий, в которых они находились, например, прививка их на [растения] другой линии или изменение температуры, делали их самофертильными. Цветки на вполне самостерильном растении *Passiflora alata*, опыленные пыльцой его собственных самостерильных сеянцев, были вполне фертильными. М-р Скотт и впоследствии м-р Мунро нашли, что некоторые виды Oncidium и Maxillaria, культивировавшиеся в теплицах в Эдинбурге, были вполне стерильными при опылении своей собственной пыльцой, а Фриц Мюллер нашел, что то же самое имеет место у большого числа родов орхидей, растущих у себя на родине, в южной Бразилии.* Он открыл также, что пыльцевые массы некоторых орхидей действовали на свои собственные рыльца

* F. Müller, «Bot. Zeitung», 1868, стр. 114.

подобно яду; и, повидимому, уже Гертнер нѐкогда заметил намеки на этот необычайный факт у некоторых других растений.

Фриц Мюллер также указывает, что один из видов Bignonia и *Tabernaemontana echinata* — оба стерильны при опылении своей собственной пыльцой на своей родине, в Бразилии.* Многие амариллисовые и лилейные растения находятся в таком же затруднительном положении. Гильдебранд произвел тщательные наблюдения над *Corydalis cava* и нашел, что она вполне самостерильна,**[72] но, согласно Каспари, у нее иногда образуется небольшое количество самоопыленных семян; *Corydalis halleri* лишь в небольшой степени самостерильна, а *C. intermedia* вовсе не обнаруживает самостерильности.*** В другом роде сем. Fumariaceae — Hypecoum Гильдебранд сделал наблюдение,**** что *H. grandiflorum* в высокой степени самостерилен, в то время как *H. procumbens* вполне самофертилен. *Thunbergia alata*, содержавшаяся мною в теплой оранжерее, была самостерильна в раннюю часть сезона, но в более поздний период образовала многочисленные, самоопылившиеся естественным путем, плоды. Так же обстояло дело и с *Papaver vagum*; профессор Г. Гофман нашел, что другой вид, *P. alpinum*, был вполне самостерилен, за исключением одного случая,***** тогда как *P. somniferum* всегда был у меня вполне самофертильным.

Eschscholtzia californica. — Этот вид заслуживает более полного рассмотрения. Растение, культивировавшееся Фрицем Мюллером в южной Бразилии, случайно цвело на месяц раньше, чем какое-либо из других, и не образовало ни одной коробочки. Это побудило его произвести дальнейшие наблюдения на протяжении следующих шести поколений, и он нашел, что все его растения являлись вполне стерильными, если только они не опылялись перекрестно насекомыми или не были искусственно опылены пыльцой от другого растения; в этом случае они были вполне фертильны.****** Я был очень удивлен этим фактом, так как нашел, что английские растения, будучи покрыты сеткой, завязали значительное число коробочек и что последние содержали семена, которые относились по весу к семенам на растениях, перекрестно опыленных пчелами, как 71 : 100. Профессор Гильдебранд, однако, нашел, что этот вид в значительно большей степени самостерилен в Германии, чем это было у меня в Англии, так как коробочки, образованные самоопыленными цветками, по сравнению с коробочками, полученными из перекрестноопыленных цветков, содержали семена в отношении всего 11 : 100.

По моей просьбе Фриц Мюллер прислал мне из Бразилии семена своих самостерильных растений, из которых я вырастил сеянцы. Два из них были покрыты сеткой, и один образовал естественным путем всего одну единственную коробочку, не содержавшую хороших семян; однако, будучи искусственно опылен своей собственной пыльцой, он образовал небольшое число коробочек. Другое растение образовало под сеткой естественным путем восемь коробочек, одна из которых содержала не менее тридцати семян, а в среднем около

* «Bot. Zeitung», 1868, стр. 626, и 1870, стр. 274.
** Hildebrand, «Report of the International Hort. Congress», 1866.
*** Caspari, «Bot. Zeitung», июнь 27, 1873.
**** Hildebrand, «Jahrb. für wiss. Botanik», т. VII, стр. 464.
***** Hoffmann, «Zur Speciesfrage», 1875, стр. 47.
****** F. Müller, «Bot. Zeitung», 1868, стр. 115, и 1869, стр. 223.

десяти семян на коробочку. Восемь цветков на этих двух растениях были искусственно самоопылены и образовали семь коробочек, содержавших в среднем по двенадцати семян; восемь других цветков были опылены пыльцой от другого растения бразильской линии и образовали восемь коробочек, каждая из которых содержала в среднем около восьмидесяти семян; это дает отношение для семян самоопыленных и перекрестноопыленных коробочек 15 : 100. Позже в том же сезоне на этих двух растениях было искусственно самоопылено двенадцать других цветков; но они дали всего две коробочки, содержавшие соответственно три и шесть семян. Поэтому, кажется, что более низкая температура, чем температура Бразилии, способствует самофертильности этого растения, тогда как еще более низкая температура снижает ее. Как только два растения, покрывавшиеся сеткой, оставлялись непокрытыми, они посещались многочисленными пчелами, и было интересно наблюдать, как быстро оба растения, даже то из них, которое отличалось большей стерильностью, покрывались молодыми коробочками. В следующем году восемь цветков на растениях бразильской линии, происшедших от самоопыления, т. е. на внуках растений, которые росли в Бразилии, были снова самоопылены и образовали пять коробочек, содержавших в среднем по 27,4 семени, с максимальным числом сорок два в одной из них; таким образом, их самофертильность, очевидно, сильно возросла вследствие того, что растения воспитывались в течение двух поколений в Англии. В общем, мы можем сделать вывод, что растения бразильской линии являются значительно более самофертильными здесь в Англии, чем в Бразилии, и менее самофертильными, чем растения английской линии в Англии; таким образом, растения бразильского происхождения удержали по наследству что-то от своей первоначальной половой конституции. Наоборот, семена английских растений, посланные мною Фрицу Мюллеру и выращенные в Бразилии, были гораздо более самофертильны, чем его растения, которые культивировались там на протяжении нескольких поколений; но он сообщил мне, что одно из растений английского происхождения, которое не цвело в первом году и подвергалось, таким образом, в течение двух сезонов действию бразильского климата, оказалось совершенно самостерильным, подобно бразильскому растению, показав, насколько быстро климат повлиял на его половую конституцию.[73]

Abutilon darwinii. — Семена этого растения были присланы мне Фрицем Мюллером, который нашел, что оно, так же как и некоторые другие виды этого же самого рода, является вполне стерильным у себя на родине в южной Бразилии, если только оно не опыляется пыльцой другого растения, искусственно или естественно, с помощью колибри. * Из этих семян было выращено несколько растений; последние содержались в теплице. Они образовали цветки очень рано весной, и двадцать из них были опылены — одна часть пыльцой из того же самого цветка, а другая — пыльцой из других цветков того же самого растения; но при этом не завязалось ни одной коробочки; однако в рыльца через двадцать семь часов после нанесения пыльцы проникли пыльцевые трубки. В то же самое время

* F. Müller, «Jenaische Zeitschr. für Naturwiss.», т. VII, 1872, стр. 22, и 1873, стр. 441.

девятнадцать цветков были перекрестно опылены пыльцой от другого растения, и эти цветки образовали тринадцать коробочек, из которых все в изобилии содержали прекрасные семена. От перекрестного опыления получилось бы большее число коробочек, если бы некоторые из этих девятнадцати цветков не находились на растении, которое после по какой-то неизвестной причине оказалось вполне стерильным при опылении какой бы то ни было пыльцой. До сих пор эти растения вели себя точно таким же образом, как ведут себя растения в Бразилии; но в более позднюю часть сезона, во второй половине мая и в июне, они начали образовывать под сеткой немногочисленные самоопылившиеся естественным путем коробочки.[74] Как только это произошло, шестнадцать цветков были опылены своей собственной пыльцой и образовали пять коробочек, содержавших в среднем по 3,4 семени. В это же самое время я выбрал наугад четыре коробочки с непокрытых растений, росших тут же рядом, цветки которых, как я заметил, посещались шмелями; эти коробочки содержали в среднем по 21,5 семени; таким образом, семена в перекрестноопыленных естественным путем коробочках относились к семенам в самоопыленных коробочках, как 100 : 16. Интересным пунктом в этом случае является то, что эти растения, которые были поставлены в неестественные условия, так как выращивались в горшках в теплице, в условиях другого полушария, с полным изменением времен года, были превращены этим путем в слабо самофертильные, в то время как у себя на родине они, повидимому, всегда самостерильны.

Senecio cruentus (*оранжерейные сорта, обыкновенно носящие название цинерарии, вероятно, происшедшие от нескольких кустарниковых или травянистых видов, многократно скрещивавшихся между собой*). * — Два сорта с пурпурными цветками были помещены под сетку в оранжерее, и четыре щитка на каждом из них повторно приводились в соприкосновение с цветками другого растения, так что рыльца каждого растения хорошо покрывались пыльцой другого. Два из восьми щитков, подвергнутых подобной манипуляции, образовали очень мало семян, но другие шесть образовали в среднем по 41,3 семени на щиток, и эти семена хорошо проросли. Рыльца на четырех других щитках на обоих растениях были хорошо обмазаны пыльцой цветков из их собственных щитков; эти восемь щитков образовали все вместе десять жалких семян, которые оказались неспособными к прорастанию. Я исследовал много цветков на обоих растениях и нашел, что рыльца естественным путем покрылись пыльцой, но цветки не образовали ни одного семени. Эти растения были потом оставлены непокрытыми в той же оранжерее, где находились в цвету многие другие цинерарии, и цветки часто посещались пчелами. Тогда они образовали обильное количество семян, но одно из двух растений образовало семян меньше, чем другое, так как этот вид обнаруживает некоторую тенденцию к двудомности.

Опыт был повторен на другой разновидности с белыми лепестками, имеющими красные кончики. Многие рыльца на двух щитках были покрыты пыльцой упомянутой выше пурпурной разновидности

* Я очень благодарен м-ру Муру и м-ру Тизельтону Дайеру за сообщенные мне сведения относительно сортов, с которыми я экспериментировал. М-р Мур считает, что в наших цинерариях более или менее слились вместе *Senecio cruentus*, *tussilaginis* и, быть может, *heritieri*, *maderensis* и *populifolius*.

и образовали одиннадцать и двадцать два семени, которые хорошо проросли. Большое число рылец на некоторых из других щитков было повторно обмазано пыльцой из своих собственных щитков, но они дали всего пять жалких семян, которые были неспособны к прорастанию. Следовательно, упомянутые выше три растения, принадлежавшие к двум разновидностям, несмотря на то, что они мощно росли и были фертильны при опылении их пыльцой каждого из двух других растений, являлись чрезвычайно стерильными при опылении пыльцой из других цветков того же самого растения.

Reseda odorata.— Заметив, что некоторые особи самофертильны, летом 1868 года я изолировал семь растений под отдельными сетками и буду в дальнейшем называть эти растения A, B, C, D, E, F и G. Все они оказались совершенно стерильными при опылении своей собственной пыльцой, но фертильными при опылении пыльцой от какого-либо другого растения.

Четырнадцать цветков на растении A были перекрестно опылены пыльцой растений B или C и образовали тринадцать прекрасных коробочек. Шестнадцать цветков были опылены пыльцой от других цветков того же самого растения, но не дали ни одной коробочки.

Четырнадцать цветков на растении B были опылены пыльцой растений A, C и D, и все образовали коробочки; некоторые из последних не были очень хорошими, однако в изобилии содержали семена. Восемнадцать цветков были опылены пыльцой от других цветков того же самого растения и не образовали ни одной коробочки.

Десять цветков на растении C были опылены пыльцой растений A, B, D и E и образовали девять прекрасных коробочек. Девятнадцать цветков были опылены пыльцой из других цветков того же самого растения и коробочек не дали.

Десять цветков на растении D были перекрестно опылены пыльцой растений A, B, C, E и образовали девять прекрасных коробочек. Восемнадцать цветков были опылены пыльцой из других цветков того же самого растения и не дали коробочек.

Семь цветков на растении E были перекрестно опылены пыльцой растений A, C или D, и все образовали прекрасные коробочки. Восемь цветков были опылены пыльцой от других цветков того же самого растения и коробочек не образовали.

На растениях F и G цветки перекрестно не опылялись, но очень много цветков (число их не было отмечено) было опылено пыльцой из других цветков тех же самых растений и не дало ни одной коробочки.

Мы видим, таким образом, что пятьдесят пять цветков на пяти из вышеупомянутых растений были взаимно опылены между собою различными способами; несколько цветков на каждом из этих растений было опылено пыльцой из нескольких цветков других растений. Эти пятьдесят пять цветков образовали пятьдесят две коробочки, из которых почти все были нормального размера и в изобилии содержали семена. С другой стороны, семьдесят девять цветков (помимо многих других, не зарегистрированных) были опылены пыльцой из других цветков тех же самых растений и не образовали ни одной коробочки. В одном случае, в котором я исследовал рыльца цветков, опыленных своей собственной пыльцой, пыльцевые трубки проникли в рыльца, хотя подобное проникновение не оказало действия. Обыкновенно,

и я думаю, что всегда, пыльца падает из пыльников на рыльца того же самого цветка; однако только три из упомянутых выше семи изолированных растений образовали сами собой коробочки, и можно было думать, что последние должны были образоваться от самоопыления. Таких коробочек было в общей сложности семь; но так как все они были расположены в непосредственной близости к искусственно опыленным цветкам, то я почти не сомневаюсь, что небольшое количество пыльцевых зерен чужой пыльцы случайно попало на их рыльца. Помимо упомянутых выше семи растений, под той же самой большой сеткой держались покрытыми четыре других растения; некоторые из них образовали кое-где самым капризным образом небольшие группы коробочек; это заставляет меня думать, что одна из пчел, большое количество которых уселось на наружной поверхности сетки, будучи привлечена ароматом, каким-то образом случайно нашла вход в сетку и перекрестно опылила небольшое количество цветков.

Весной 1869 года четыре растения, выращенные из свежих семян, были тщательно изолированы под отдельными сетками, и теперь результат был весьма отличен от полученного ранее. Три из этих изолированных растений были буквально отягчены коробочками, особенно в первую половину лета; этот факт указывает, что температура производит некоторое действие, но опыт, приведенный в следующем параграфе, показывает, что врожденная конституция растения является гораздо более важным элементом. Четвертое растение образовало лишь небольшое количество коробочек, многие из которых были небольших размеров; однако оно было гораздо более самофертильно, чем какое-либо из семи растений, испытывавшихся в предшествующем году. Цветки на четырех небольших ветвях этого наполовину самофертильного растения были испачканы пыльцой одного из других растений, и все они образовали прекрасные коробочки.

Так как я был очень изумлен разницей в результатах опытов, сделанных в два предшествовавших года, то в 1870 году шесть новых растений были защищены отдельными сетками. Два из этих растений оказались почти вполне самостерильными, так как, тщательно обыскав их, я нашел всего три маленьких коробочки, каждая из которых содержала одно или два семени небольшого размера, которые, однако, проросли. Небольшое количество цветков на обоих этих растениях было взаимно опылено пыльцой друг от друга и небольшое количество — пыльцой от одного из описанных ниже самофертильных растений, и все эти цветки образовали прекрасные коробочки. Четыре других растения в то время, когда они все еще оставались изолированными под сетками, представляли удивительный контраст (хотя одно из них в несколько меньшей степени, чем другие), так как они на самом деле покрылись самоопыленными естественным путем коробочками, столь же или почти столь же многочисленными и столь же хорошими, как коробочки на росших рядом неизолированных растениях.

Три вышеупомянутые самоопылившиеся естественным путем коробочки, образованные двумя почти вполне самостерильными растениями, содержали всего пять семян; из них я вырастил в следующем году (1871) пять растений, которые содержались под отдельными

сетками. Они выросли до необычайно больших размеров и 29 августа были исследованы. На первый взгляд они казались вполне лишенными коробочек; но при тщательном обыскивании их многочисленных ветвей две или три коробочки были найдены на трех из растений, полдюжины — на четвертом и около восемнадцати — на пятом. Но все эти коробочки были маленькие, некоторые были пустыми; большее число содержало всего одно семя и очень редко больше одного. После этого исследования сетки были сняты, и пчелы немедленно же перенесли пыльцу у этих почти самостерильных растений с одного растения на другое, так как поблизости не росли другие растения. Через несколько недель концы ветвей на всех пяти растениях покрылись коробочками, представляя любопытный контраст с нижними и голыми частями этих же самых длинных ветвей. Эти пять растений унаследовали поэтому почти в точности ту же самую половую конституцию, что и их родители, и, без сомнения, самостерильная линия резеды могла бы быть легко создана.

Reseda lutea. — Растения этого вида были выращены из семян, собранных с группы диких растений, росших на небольшом расстоянии от моего сада. После случайно сделанного наблюдения, что некоторые из этих растений были самостерильными, два выбранных наугад растения были изолированы под отдельными сетками. Одно из них вскоре покрылось самоопылившимися естественным путем коробочками, столь же многочисленными, как и коробочки на окружающих неизолированных растениях, так что оно явно было совершенно самофертильно. Другое растение было частично самостерильно, образовав очень малое количество коробочек, многие из которых были малого размера. Когда, однако, это растение выросло, самые верхние ветви вплотную прижались к сетке и росли согнутыми; при таком положении пчелы были в состоянии высасывать цветки через петли сетки и перенесли на них пыльцу с соседних растений. Эти ветви в изобилии покрылись тогда коробочками, в то время как другие, более низко расположенные, ветви оставались почти голыми. Половая конституция этого вида является, следовательно, сходной с таковой *Reseda odorata*.

Заключительные замечания относительно самостерильных растений

Для того чтобы способствовать, насколько это возможно, самооплодотворению некоторых из предыдущих растений, все цветки на *Reseda odorata* и некоторые из цветков на Abutilon были опылены пыльцой из других цветков того же самого растения вместо своей собственной, а в случае с Senecio—пыльцой из других цветков того же самого щитка; но это не дало разницы в результатах. Фриц Мюллер испытал оба рода самоопыления у Bignonia, Tabernaemontana и Abutilon и также не получил различия в результатах. У Eschscholtzia, однако, он нашел, что пыльца из других цветков того же самого растения была несколько более эффективной, чем пыльца из того же самого цветка. То же нашел и Гильдебранд * в Германии, так как в его опытах из четырнадцати цветков Eschscholtzia, опыленных

* Hildebrand, «Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botanik», VII, стр. 467.

таким образом, тринадцать завязали коробочки, причем последние содержали в среднем по 9,5 семени, в то время как из двадцати одного цветка, опыленного своей собственной пыльцой, лишь четырнадцать цветков завязали коробочки, причем последние содержали в среднем по 9,0 семян. Гильдебранд нашел следы подобного же различия у *Corydalis cava*, точно так же, как Фриц Мюллер нашел это же самое у одного из Oncidium. *

При рассмотрении различных приведенных выше случаев полной или почти полной самостерильности нас прежде всего поражает их широкая распространенность по всему растительному миру. Число их в настоящее время невелико, так как они могут быть открыты только путем защиты растений от насекомых и последующего опыления их пыльцой от другого растения того же самого вида и своей собственной пыльцой, причем в отношении последней необходимо доказать путем других опытов, что она находится в действенном состоянии. Если не проделать всего этого, то невозможно узнать, не обусловливается ли их стерильность тем, что их мужские или женские репродуктивные органы, или те и другие вместе, испытали на себе вредное воздействие изменившихся жизненных условий. Так как в течение своих опытов я обнаружил три новых случая и так как Фриц Мюллер наблюдал несколько других, то возможно, что в дальнейшем будет доказано, что подобные случаи далеко не являются редкими.**[75]

Так как у растений одного и того же вида и происхождения некоторые особи являются самостерильными, а другие самофертильными, наиболее поразительные примеры чего составляет *Reseda odorata*, то совсем неудивительно, что виды одного и того же рода отличаются таким же самым образом. Так, *Verbascum phoeniceum* и *nigrum* являются самостерильными, в то время как *V. thapsus* и *lychnitis* вполне самофертильны, как я знаю на основании опыта. Такая же разница существует между некоторыми видами Papaver, Corydalis и других родов. Тем не менее, склонность к самостерильности, несомненно, проявляется до известной степени в группах [видов], как мы видели это в роде Passiflora и у Vandeae среди орхидей.

Самостерильность сильно различается по степени у различных растений. В тех необычайных случаях, в которых пыльца из того же самого цветка действует на рыльце подобно яду, является почти несомненным, что растения никогда не дадут ни одного самоопыленного семени. Другие растения, подобные *Corydalis cava*, иногда, хотя и очень редко, образуют небольшое число самоопыленных семян. Большое число видов, как можно видеть в таблице F, является менее фертильным при опылении своей собственной пыльцой, чем при опылении пыльцой от другого растения, и, наконец, некоторые виды являются совершенно самофертильными. Даже среди особей одного и того же вида, как только что было отмечено, некоторые являются

* «Variation under Domestication», гл. XVII, 2 изд., т. II, стр. 113—115 [См. настоящее издание, том 4].

** М-р Уайлдер, издатель журнала по садоводству в Соединенных Штатах (цитировано в «Gardeners' Chronicle», 1868, стр. 1286), указывает, что *Lilium auratum*, *Impatiens pallida* и *fulva* и *Forsythia viridissima* не могут быть оплодотворены своей собственной пыльцой. Римпау показал, что рожь, вероятно, стерильна [при опылении] своей собственной пыльцой.

чрезвычайно самостерильными, некоторые — умеренно самостерильными и некоторые — совершенно самофертильными. Причина, какова бы она ни была, делающая многие растения более или менее стерильными со своей собственной пыльцой, т. е. в том случае, когда они самоопыляются, должна быть отличной, по крайней мере, до известной степени, от той, которая обусловливает разницу по высоте, мощности и плодовитости сеянцев, выращенных из самоопыленных и перекрестноопыленных семян, так как мы уже видели, что эти две группы случаев отнюдь не идут параллельно. Это отсутствие параллелизма было бы понятным, если бы можно было показать, что самостерильность зависит исключительно от неспособности пыльцевых трубок проникать в рыльце того же самого цветка достаточно глубоко для того, чтобы достигнуть семяпочек, в то время как более сильный или менее сильный рост сеянцев, без сомнения, зависит от природы содержимого пыльцевых зерен и семяпочек. В настоящее время является несомненным, что у некоторых растений выделения рыльца не раздражают надлежащим образом пыльцевых зерен, так что пыльцевые трубки не являются надлежащим образом развитыми, если пыльца берется из того же самого цветка. Так обстоит дело, согласно Фрицу Мюллеру, у Eschscholtzia, так как он нашел, что пыльцевые трубки не проникают в рыльце глубоко, * а у орхидей из рода Notylia они не проникали в него совсем.

У диморфных и триморфных видов иллегитимное соединение между растениями одной и той же формы представляет близкую аналогию с самоопылением, тогда как легитимное соединение близко напоминает перекрестное опыление; здесь опять пониженная фертильность или полная стерильность иллегитимного соединения зависит, по крайней мере отчасти, от неспособности к взаимодействию пыльцевых зерен и рыльца. Так, у *Linum grandiflorum*, как я показал в другом месте, ** из сотен пыльцевых зерен длинностолбчатой или короткостолбчатой форм, при помещении их на рыльца этой же самой формы, не более двух или трех зерен выпускает свои трубки, и последние не проникают глубоко, и само рыльце не меняет окраски, как это бывает в том случае, когда оно опыляется легитимно.[76]

С другой стороны, разница в отношении врожденной фертильности и в отношении роста между растениями, выращенными из перекрестноопыленных и самоопыленных семян, и разница в отношении фертильности и в отношении роста между легитимным и иллегитимным потомствами диморфных и триморфных растений должна зависеть от некоторой несовместимости между половыми элементами, содержащимися внутри пыльцевых зерен и семяпочек, так как именно посредством их соединения развиваются новые организмы.

Обращаясь теперь к более непосредственной причине самостерильности, мы ясно видим, что в большинстве случаев она определяется теми условиями, которым подвергались растения. Так, Eschscholtzia вполне самостерильна в жарком климате Бразилии, но является там совершенно фертильной при опылении пыльцой какой-либо другой особи. Потомство бразильских растений сделалось

* F. Müller, «Bot. Zeitung», 1868, стр. 114, 115.

** «The Different Forms of Flowers» и т. д., стр. 87. [См. настоящее издание, том 7, стр. 94].

в Англии частично самофертильным в первом поколении и еще более самофертильным во втором поколении. Наоборот, потомство английских растений, после того как оно росло на протяжении двух сезонов в Бразилии, сделалось в первом поколении совершенно самостерильным. Далее, *Abutilon darwinii*, который является самостерильным у себя на родине, в Бразилии, в Англии в теплице стал умеренно самофертильным в течение одного поколения. Некоторые другие растения являются самостерильными в течение более ранней части года, а в более позднюю часть сезона становятся самофертильными. *Passiflora alata* потеряла свою самостерильность, будучи привита на другом виде. Однако относительно резеды, у которой некоторые особи одного и того же происхождения самостерильны, а другие — самофертильны, мы вынуждены в своем незнании считать причиной этого произвольную изменчивость, но мы должны вспомнить, что прародители этих растений, с мужской или с женской стороны, могли подвергаться действию несколько различных условий. Способность окружающей среды так легко и с таким своеобразием воздействовать на репродуктивные органы представляет собою факт, который важен во многих отношениях, поэтому я счел необходимым привести описанные выше подробности. Так, например, стерильность многих животных и растений в измененных обстоятельствах жизни, таких, например, как неволя, явно подчиняется тому же самому общему принципу, согласно которому половая система легко подвергается воздействию окружающей среды. Было уже доказано, что скрещивание между растениями, которые самоопылялись или опылялись между собою перекрестно в продолжение нескольких поколений и содержались все время в очень сходных условиях, не оказывает благоприятного действия на потомство, и, с другой стороны, что перекрестное опыление между растениями, которые находились в несходных условиях, оказывает благоприятное действие на потомство в чрезвычайно сильной степени. Мы можем поэтому сделать вывод, что некоторая степень дифференциации в половой системе необходима для полной плодовитости родительских растений и для полной мощности их потомства. Представляется также вероятным, что у растений, которые способны к полному самооплодотворению, мужские и женские элементы и органы уже различаются между собою в степени, которая достаточна для того, чтобы вызвать их взаимодействие, но что, когда подобные растения переносятся в другую страну и вследствие этого становятся самостерильными, их половые элементы и органы подвергаются такому воздействию, что они делаются слишком однородными для подобного взаимодействия, подобно половым элементам и половым органам самоопыляющегося растения, долго культивировавшегося при одних и тех же условиях. И обратно, мы можем далее заключить, что у растений, которые являются самостерильными на своей родине, но становятся самофертильными в измененных условиях, половые элементы подверглись такому воздействию, что стали в достаточной мере дифференцированными для взаимодействия друг с другом.

Мы знаем, что самоопыленные сеянцы уступают во многих отношениях сеянцам от перекрестного опыления, и так как у растений в природных условиях пыльца из того же самого цветка едва ли часто может быть не перенесена насекомыми или ветром на рыльце, то на

первый взгляд представляется весьма вероятным, что самостерильность была постепенно приобретена путем естественного отбора для того, чтобы предотвратить самоопыление. Против такого мнения не является серьезным возражением то, что строение некоторых цветков и дихогамное состояние многих других достаточны для того, чтобы предотвратить возможность попадания пыльцы на рыльце того же самого цветка, так как мы должны вспомнить, что у большинства видов в одно и то же время распускается много цветков и что пыльца от того же самого растения является в равной или почти в равной мере вредной, как и пыльца из того же самого цветка. Тем не менее мнение, что самостерильность является качеством, которое было постепенно приобретено специально для предотвращения самоопыления, должно быть, по моему мнению, отброшено. Во-первых, не существует близкого соответствия между степенью стерильности родительских растений при их самоопылении и степенью, в которой их потомство страдает при этом процессе в отношении мощности; некоторого соответствия этого рода можно было бы ожидать, если бы свойство самостерильности было приобретено вследствие вреда, причиняемого самоопылением. Факт существования особей одного и того же происхождения, сильно различающихся по степени своей самостерильности, также противоречит подобному мнению, если только мы не сделаем предположения, что некоторые особи сделались самостерильными для того, чтобы способствовать перекрестному опылению, в то время как другие сделались самофертильными для того, чтобы обеспечить размножение вида. Тот факт, что самостерильные особи появляются только изредка, как, например, у Lobelia, не поддерживает последнего взгляда. Но наиболее сильным аргументом против мнения о том, что самостерильность была приобретена для предотвращения самооплодотворения, является факт немедленного и сильного действия измененных условий на появление или устранение самостерильности. Мы не вправе поэтому сделать допущение, что это особенное состояние репродуктивной системы было приобретено постепенно путем естественного отбора, но мы должны смотреть на него, как на побочный результат, зависящий от тех условий, действию которых подвергались растения, подобно обычной стерильности, вызываемой у животных заключением в неволю, а у растений — слишком обильным удобрением, жарой и т. д. Я не хочу, однако, утверждать, что самостерильность не может иногда оказаться полезной для растения тем, что она предотвращает самоопыление, но имеется так много других средств, благодаря которым самоопыление может быть предотвращено или затруднено, включая сюда, как мы увидим в ближайшей главе, бо́льшую силу действия (prepotency) пыльцы от другой особи по сравнению с собственной пыльцой растения, что самостерильность представляется приобретением почти излишним для этой цели.[77]

Наконец, наиболее интересным пунктом в отношении самостерильных растений является доставляемое ими доказательство преимущества или, вернее, необходимости известной степени или известного рода дифференциации половых элементов для того, чтобы они могли соединиться и дать начало новому существу. Было установлено, что пять растений *Reseda odorata*, выбранных наудачу, могли отлично опыляться пыльцой, взятой от любого из них, но не своей собственной;

с некоторыми другими особями было сделано небольшое число дополнительных опытов, которые я не счел заслуживающими того, чтобы их запротоколировать. Точно так же Гильдебранд и Фриц Мюллер часто говорят о том, что самостерильные растения являются фертильными при опылении их пыльцой какой-либо другой особи; если бы имелись какие-либо исключения из этого правила, то они едва ли могли бы ускользнуть от наблюдения этих исследователей, равно как и моего собственного. Мы можем поэтому уверенно утверждать, что самостерильное растение может быть опылено пыльцой любой другой особи из тысячи или десяти тысяч особей этого же самого вида, но не своей собственной.[78] И представляется явно невозможным, чтобы половые органы и половые элементы каждой особи могли быть специально приспособлены к каждой другой особи. Но нет затруднений к тому, чтобы считать, что половые элементы каждой особи слегка отличаются друг от друга в столь же разнообразной форме, как ее внешние признаки; часто отмечалось, что нет двух особей совершенно сходных. Поэтому мы едва ли можем избежать того вывода, что наличие различий аналогичной и неопределенной природы в репродуктивной системе является достаточным для того, чтобы возбудить взаимодействие половых элементов, и что если нет подобной дифференциации, то фертильность отсутствует.

Появление в высокой степени самофертильных разновидностей. — Мы только что видели, что степень, в какой цветки способны оплодотворяться своей собственной пыльцой, сильно различается как у видов одного и того же рода, так иногда и у особей одного и того же вида. Теперь мы рассмотрим некоторые близкие случаи появления разновидностей, которые при условии самоопыления дают больше семян и образуют потомство, вырастающее до большей высоты, чем их самоопыленные родители или чем перекрестноопыленные между собой растения соответствующего поколения.

Во-первых, в третьем и четвертом поколениях *Mimulus luteus* как среди перекрестноопыленных между собою, так и среди самоопыленных растений появилась часто упоминавшаяся высокая разновидность, имеющая крупные белые цветки, покрытые малиновыми пятнами. Она преобладала во всех позднейших самоопыленных поколениях до полного вытеснения всех, без исключения, других разновидностей и устойчиво передавала свои признаки по наследству, но исчезла среди перекрестноопылявшихся между собой растений, что, без сомнения, обусловливалось тем, что ее признаки повторно смешивались путем перекрестного опыления. Самоопыленные растения, принадлежавшие к этой разновидности, были не только более высокими, но и более плодовитыми, по сравнению с растениями, опылявшимися между собою перекрестно: однако последние в более ранних поколениях были более высокими и более плодовитыми, чем самоопыленные растения. Так, в пятом поколении самоопыленные растения относились по высоте к перекрестноопыленным между собою, как 126 к 100. В шестом поколении они также были намного выше и лучше в сравнении с перекрестноопыленными растениями, но фактически измерены не были; они образовали коробочки, которые численно относились к коробочкам растений, опыленных между собою перекрестно, как 147 к 100, и самоопыленные коробочки

содержали большее число семян. В седьмом поколении самоопыленные растения относились по высоте к перекрестноопыленным, как 137 к 100; двадцать цветков на этих самоопыленных растениях, будучи опылены своей собственной пыльцой, дали девятнадцать очень хороших коробочек — степень самофертильности, равную которой мне не приходилось видеть ни в одном другом случае. Эта разновидность, повидимому, сделалась специально приспособленной к тому, чтобы получать от самоопыления выгоду во всех отношениях, хотя этот процесс был столь вреден для родительских растений на протяжении первых четырех поколений. Следует, однако, вспомнить, что сеянцы, полученные от этой разновидности, при скрещивании их со свежей линией, в удивительной степени превосходили по высоте и плодовитости самоопыленные растения соответствующего поколения.

Во-вторых, в шестом самоопыленном поколении Ipomoea появилось одно единственное растение, названное «героем», которое немного превосходило по высоте соответствующее ему растение противоположной стороны, полученное путем перекрестного опыления растений между собою, — случай, который не встречался в каком-либо из предыдущих поколений. «Герой» передавал по наследству особенную окраску своих цветков, так же как и увеличенный рост и высокую степень самофертильности, своим детям, внукам и правнукам. Самоопыленные дети «героя» относились по высоте к другим самоопыленным растениям той же самой линии, как 100 к 85. Десять самоопыленных коробочек, образованных внуками «героя», содержали в среднем по 5,2 семени, и это является более высокой средней величиной, чем та, какую дали в каком-либо из других поколений коробочки из самоопыленных цветков. Правнуки «героя», происшедшие от скрещивания со свежей линией, были столь болезненными — вследствие того, что они выращивались в неблагоприятный сезон, — что их средняя высота, по сравнению со средней высотой самоопыленных растений, не может быть оценена с какой-либо достоверностью; однако не видно было, чтобы они получили пользу даже от перекрестного опыления этого рода.

В-третьих, растения Nicotiana, с которыми я экспериментировал, повидимому, попадают в рассматриваемый разряд случаев, так как растения Nicotiana варьировали по своей половой конституции и были более или менее высоко самофертильными. Вероятно, что они являлись потомками растений, которые здесь, в Англии, на протяжении нескольких поколений самоопылялись естественным путем в условиях оранжереи. Цветки на родительских растениях, которые я опылил их собственной пыльцой, в первый раз дали в полтора раза больше семян, чем дали растения, которые были опылены перекрестно, и сеянцы, выращенные из этих самоопыленных семян, превосходили в необычайной степени по высоте сеянцы, выращенные из перекрестноопыленных семян. Во втором и третьем поколениях хотя самоопыленные растения и не превосходили перекрестноопыленные по высоте, однако их самоопыленные цветки дали в двух случаях значительно больше семян, чем перекрестноопыленные цветки и даже чем цветки, которые были перекрестно опылены пыльцой от другой линии или разновидности.

Наконец, так как некоторые отдельные растения *Reseda odorata* и *lutea* являются несравненно более самофертильными, чем другие

особи, то эти растения могли бы быть включены в настоящий раздел — о появлении новых и в высокой степени самофертильных разновидностей. Но в этом случае мы должны бы смотреть на эти два вида, как на виды в нормальных условиях самостерильные, и этот взгляд, судя по моим опытным данным, повидимому, является правильным.

Мы можем поэтому на основании приведенных фактов сделать вывод, что иногда возникают разновидности, которые при самоопылении обладают повышенной способностью продуцировать семена и вырастать до большей высоты по сравнению с перекрестноопыленными между собою или самоопыленными растениями соответствующего поколения, причем все растения подвергаются, конечно, одним и тем же условиям. Появление подобных разновидностей интересно, так как оно имеет отношение к существованию в природных условиях растений, которые регулярно самоопыляются, — таких, как *Ophrys apifera* и немногие другие орхидеи, или таких, как *Leersia oryzoides*, которая образует обильное количество клейстогамных цветков, но чрезвычайно редко образует цветки, способные к перекрестному опылению.*

Некоторые наблюдения, сделанные над другими растениями, заставляют меня подозревать, что самоопыление является в некоторых отношениях полезным, хотя возникающая таким образом выгода является, как правило, весьма незначительной, по сравнению с выгодой, возникающей от скрещивания с другим растением. Так, мы видели в последней главе, что сеянцы Ipomoea и Mimulus, полученные из цветков, опыленных своей собственной пыльцой, что является самой тесной формой самоопыления, какая только возможна, превосходили по высоте, весу и раннему цветению сеянцы, полученные из цветков, перекрестноопыленных пыльцой из других цветков этого же самого растения; это превосходство было слишком резко заметным для того, чтобы быть случайным. Далее, культурные разновидности обыкновенного гороха являются высоко самофертильными, хотя они подвергались самоопылению на протяжении многих поколений, и они превосходили по высоте сеянцы, полученные от перекрестного опыления между двумя растениями, принадлежавшими к тому же самому сорту, в отношении 115 к 100; но в этом случае были измерены и сравнены между собою всего четыре пары растений.[79] Самофертильность *Primula veris* возрастала после нескольких поколений иллегитимного опыления, которое представляет собой процесс, аналогичный самоопылению, но лишь в течение того времени, пока растения культивировались в одних и тех же благоприятных условиях. Я показал также в другом месте,** что у нескольких видов Primula изредка появляются равностолбчатые разновидности, у которых половые органы двух форм совмещены в одном и том же цветке. Поэтому они самоопыляются легитимным способом и являются в высокой степени самофертильными; но замечательным фактом является то, что они значительно более фертильны, чем обыкновенные растения этого же самого вида, опыленные легитимно пыльцой от другой особи. Прежде мне представлялось вероятным, что увеличенная плодовитость этих гетеростильных растений могла быть обусловлена тем, что рыль-

* О Leersia см. «Different Forms of Flowers» и т. д., стр. 335. [См. настоящее издание, том 7, стр. 244].

** «Different Forms of Flowers» и т. д., стр. 272. [См. настоящее издание, том 7, стр. 208].

це лежит так близко к пыльникам, что оно оплодотворялось пыльцой в наиболее благоприятном возрасте и в наиболее благоприятное время дня; но это объяснение неприложимо к приведенным выше случаям, в которых цветки были искусственно опылены своей собственной пыльцой.

Рассматривая приведенные сейчас факты, включая и появление таких разновидностей, которые являются более фертильными и более высокими, чем их родители и чем перекрестноопыленные между собою растения соответствующего поколения, трудно избежать подозрения, что самоопыление является в некоторых отношениях выгодным; однако, если это действительно так,* то подобного рода выгода является, как правило, совершенно незначительной, по сравнению с тем преимуществом, которое дает скрещивание с другим растением, особенно с растением свежей линии. Если бы это подозрение впоследствии оправдалось, оно пролило бы свет, как мы увидим в ближайшей главе, на существование растений, имеющих мелкие и малозаметные цветки, которые редко посещаются насекомыми и поэтому редко опыляются между собою перекрестно.

Относительный вес и срок прорастания семян от перекрестноопыленных и самоопыленных цветков.— Равное число семян от цветков, опыленных пыльцой другого растения, и от цветков, опыленных своей собственной пыльцой, было взвешено, но лишь в шестнадцати случаях. Их относительный вес приведен в помещенном ниже списке; относительный вес семян от цветков, опыленных перекрестно, был принят за 100.

Ipomoea purpurea (родительские растения)	100 : 127
» » (третье поколение)	100 : 87
Salvia coccinea	100 : 100
Brassica oleracea	100 : 103
Iberis umbellata (второе поколение)	100 : 136
Delphinium consolida	100 : 45
Hibiscus africanus	100 : 105
Tropaeolum minus	100 : 115
Lathyrus odoratus (приблизительно)	100 : 100
Sarothamnus scoparius	100 : 88
Specularia speculum	100 : 86
Nemophila insignis	100 : 105
Borago officinalis	100 : 111
Cyclamen persicum (приблизительно)	100 : 50
Fagopyrum esculentum	100 : 82
Canna warscewiczi (три поколения)	100 : 102

Замечательно, что в десяти из этих шестнадцати случаев самоопыленные семена либо превосходили, либо были равны по весу перекрестноопыленным семенам; тем не менее, из десяти случаев в шести

* Г-н Эррера, который предполагает опубликовать статью по данному вопросу, был так любезен, что прислал мне для прочтения свою рукопись. Он убежден, что самоопыление никогда не бывает более выгодным, чем перекрестное опыление [пыльцой] другого цветка. Я надеюсь, что его взгляд может в будущем найти подтверждение, так как вопрос о перекрестном опылении и самоопылении таким образом сильно упростился бы.

(именно у Ipomoea, Salvia, Brassica, Tropaeolum, Lathyrus и Nemophila) растения, выращенные из этих самоопыленных семян, очень уступали по высоте и в других отношениях растениям, полученным из перекрестноопыленных семян. Превосходство самоопыленных семян по весу из десяти случаев, по крайней мере, в шести, именно у Brassica, Hibiscus, Tropaeolum, Nemophila, Borago и Canna, может частично объясняться тем, что самоопыленные коробочки содержат меньше семян, ибо в том случае, когда коробочки содержат лишь немного семян, последние будут способны лучше питаться и, таким образом, будут тяжелее, чем в том случае, когда в одной и той же коробочке содержится много семян. Следует, однако, заметить, что в некоторых из приведенных выше случаев, в которых перекрестноопыленные семена были более тяжелыми, как у Sarothamnus и Cyclamen, перекрестноопыленные коробочки содержали большее количество семян. Каково бы ни было объяснение того факта, что самоопыленные семена часто бывают более тяжелыми, замечательно, что у Brassica, Tropaeolum, Nemophila и первого поколения Ipomoea выращенные из этих семян сеянцы уступали по высоте и в других отношениях сеянцам, выращенным из перекрестноопыленных семян. Этот факт показывает, насколько выше по своей конституциональной силе должны были быть перекрестноопыленные сеянцы, так как нельзя сомневаться в том, что тяжелые и хорошие семена обнаруживают тенденцию давать наилучшие растения. М-р Гальтон показал, что это вполне отвечает тому, что наблюдается у *Lathyrus odoratus*. То же самое м-р А. Дж. Вильсон показал для шведского турнепса, *Brassica campestris ruta baga*. М-р Вильсон отделил наиболее крупные и наиболее мелкие семена у последнего растения, причем соотношение веса между этими двумя группами семян было равно 100 к 59, и нашел, что «сеянцы из более крупных семян шли впереди и удержали свое превосходство до самого конца как по высоте, так и по толщине стебля».* Это различие в росте сеянцев турнепса не может быть приписано и тому, что более тяжелые сеянцы происходили от перекрестного опыления, а более легкие от самоопыления, так как известно, что растения, принадлежащие к этому роду, обыкновенно опыляются насекомыми.

Что касается относительных сроков прорастания перекрестноопыленных и самоопыленных семян, то они были отмечены лишь в двадцати одном случае, и результаты были весьма сбивчивыми. Если пренебречь одним случаем, в котором обе группы семян проросли одновременно, в десяти случаях, или точно в половине, многие из самоопыленных семян проросли раньше перекрестноопыленных, а в другой половине случаев многие из перекрестноопыленных семян

* Wilson, «Gardeners' Chronicle», 1867, стр. 107. Луазелер-Делонгшан (Loiseleur-Deslongchamp, «Les Céréales», 1842, стр. 208—219) пришел в результате своих наблюдений к необычайному выводу, что более мелкие зерна злаков дают столь же хорошие растения, как и крупные. Этому выводу, однако, противоречит большой успех майора Галлета в улучшении пшеницы путем отбора самых лучших семян. Возможно, однако, что человек путем долго длившегося отбора мог придать зернам злаков большее количество крахмала или другого вещества, чем могут утилизировать сеянцы для своего роста. Едва ли можно сомневаться, как уже давно отметил Гумбольдт, что зерна хлебных злаков стали привлекательными для птиц в такой степени, которая является чрезвычайно вредной для вида.

проросли раньше самоопыленных. Из этих двадцати случаев в четырех семена, происшедшие от перекрестного опыления свежей линией, были сравнены с самоопыленными семенами одного из более поздних самоопыленных поколений, здесь опять в половине случаев первыми проросли перекрестноопыленные семена, а во второй половине случаев — самоопыленные. Однако растения Mimulus, выращенные из подобных самоопыленных семян, уступали во всех отношениях перекрестноопыленным растениям, а у Eschscholtzia они уступали по плодовитости. К несчастью, относительный вес обеих групп семян был установлен только в немногих случаях, в которых наблюдалось их прорастание; но у Ipomoea и, как я думаю, у некоторых других видов относительная легкость самоопыленных семян, очевидно, обусловливала их более раннее прорастание, вероятно вследствие того, что меньшая масса является благоприятной для более быстрого завершения химических и морфологических изменений, необходимых для прорастания.* С другой стороны, м-р Гальтон дал мне семена *Lathyrus odoratus* (без сомнения, все самоопыленные), которые были разделены на две группы — более тяжелых и более легких; при этом несколько семян из первой группы проросли первыми. Ясно, что необходимо значительно большее число наблюдений, прежде чем можно будет что-либо решить относительно сроков прорастания перекрестноопыленных и самоопыленных семян.

* М-р Дж. Скотт замечает (Scott, «Manual of Opium Husbandry», 1877, стр. 131), что более мелкие семена *Papaver somniferum* прорастают первыми. Он заявляет также, что более крупные семена приносят лучший урожай растений. По последнему вопросу см. также у Бёрбиджа (Burbidge, «Cultivated plants», стр. 33) выдержку о важных опытах доктора Марка и профессора Лемана, демонстрирующих те же самые результаты.

ГЛАВА X

СПОСОБЫ ОПЫЛЕНИЯ

Стерильность и фертильность растений при устранении насекомых. — Способы, с помощью которых цветки опыляются перекрестно. — Структуры, благоприятствующие самоопылению. — Зависимость между строением и заметностью цветков; посещение насекомыми и выгоды, проистекающие от перекрестного опыления. — Способы, с помощью которых цветки опыляются пыльцой от другого растения. — Бо́льшая оплодотворяющая сила такой пыльцы. — Анемофильные виды. — Превращение анемофильных видов в энтомофильные. — Происхождение нектара. — У анемофильных растений обычно наблюдается разделение полов. — Превращение диклинных цветков в гермафродитные. — У деревьев часто наблюдается разделение полов.

Во вводной главе я вкратце перечислил различные способы, которые благоприятствуют перекрестному опылению или обеспечивают его, именно: разделение полов, созревание мужских и женских половых элементов в разные сроки, гетеростильное или диморфное и триморфное состояние некоторых растений, многочисленные механические приспособления, более или менее полное отсутствие функционального действия собственной пыльцы цветка на его рыльце и бо́льшая сила действия пыльцы от другой особи по сравнению с пыльцой от того же самого растения. Некоторые из этих пунктов требуют дальнейшего рассмотрения, но для ознакомления со всеми подробностями я должен отослать читателя к нескольким прекрасным работам, упомянутым во введении. Прежде всего я приведу два списка: первый — это список растений, которые при устранении насекомых или совершенно стерильны или образуют семена в количестве, которое примерно меньше половины полного комплекта семян; второй — список растений, которые в этих условиях вполне фертильны или образуют, по крайней мере, половину полного комплекта семян. Эти списки были составлены на основании многих предыдущих таблиц с добавлением некоторых случаев из моих наблюдений и наблюдений других авторов. Виды расположены приблизительно в том же порядке, которого придерживается Линдли в его «Растительном царстве». Читатель должен был бы обратить внимание на то, что стерильность или фертильность растений в этих двух списках зависит от двух совершенно различных причин, именно: от отсутствия или присутствия надлежащих способов, при помощи которых пыльца наносится на рыльце, и от ее большей или меньшей функциональной способности после того, как она надлежащим образом нанесена на рыльце. Так как ясно, что у растений, у которых полы разделены, пыльца

должна быть перенесена каким-нибудь способом от цветка к цветку, то подобные виды исключены из списков, точно так же, как исключены гетеростильные растения, у которых эта же самая необходимость встречается в более ограниченной степени. Опыт показал мне, что, независимо от устранения насекомых, способность растения производить семена не понижается при покрывании его во время цветения тонкой сеткой, поддерживаемой каркасом; действительно, это можно заключить на основании рассмотрения двух следующих списков, так как они включают значительное число видов, принадлежащих к одним и тем же родам, причем одни из этих видов совершенно стерильны, а другие вполне фертильны при защите их сеткой от доступа насекомых.

Список растений, которые, при устранении насекомых, являются либо вполне стерильными, либо дают, насколько я мог судить, менее половины числа семян, образуемых незащищенными растениями

Passiflora alata, *racemosa*, *coerulea*, *edulis*, *laurifolia* и некоторые особи *P. quadrangularis* (Passifloraceae) являются вполне стерильными при этих условиях: см. «Variation of Animals and Plants under Domestication», гл. XVII, 2-е изд., том II, стр. 118. [Наст. изд., том 4].

Viola canina (Violaceae). — Совершенные цветки вполне стерильны, если не опылены пчелами или не опылены искусственно.

V. tricolor. — Образует очень немногочисленные и плохие коробочки.

Reseda odorata (Resedaceae). — Некоторые особи совершенно стерильны.

R. lutea. — Некоторые особи образуют очень немногочисленные и плохие коробочки.

Abutilon darwinii (Malvaceae). — Вполне стерилен в Бразилии; см. предшествующее обсуждение, касающееся самостерильных растений.

Nymphaea (Nymphaeaceae). — Проф. Каспари сообщил мне, что некоторые из видов вполне стерильны, если устранены насекомые.

Euryale amazonica (Nymphaeaceae). — М-р Д. Смит, из Кью, сообщил мне, что коробочки от цветков, предоставленных самим себе и, вероятно, не посещенных насекомыми, содержали от восьми до пятнадцати семян, коробочки от цветков, искусственно опыленных пыльцой из других цветков того же самого растения, содержали от пятнадцати до тридцати семян, и что два цветка, опыленные пыльцой, взятой от другого растения из Чэтсуорса, содержали соответственно шестьдесят и семьдесят пять семян. Я привел эти указания потому, что проф. Каспари выдвигает это растение в качестве примера, говорящего против учения о необходимости или выгоде перекрестного опыления: см. [Caspari], Sitzungsberichte der Phys.-ökon. Gesell. zu Königsberg, т. VI, стр. 20.

Delphinium consolida (Ranunculaceae). — Образует много коробочек, но они содержат около половины числа семян, по сравнению с коробочками от цветков, опыленных естественным путем пчелами.

Eschscholtzia californica (Papaveraceae). — Бразильские растения совершенно стерильны; английские растения дают немногочисленные коробочки.

Papaver vagum (Papaveraceae). — В начале лета образовал очень мало коробочек, и они содержали очень мало семян.

P. alpinum. — Г. Гофман (Hoffmann, «Speciesfrage», 1875, стр. 47) указывает, что этот вид образовал семена, способные к прорастанию, лишь в одном случае.

Corydalis cava (Fumariaceae). — Стерильно; см. предшествующее обсуждение, касающееся самостерильных растений.

C. solida.— Я имел одно единственное растение в моем саду (1863) и видел, что много пчел высасывало цветки, но не образовалось ни одного семени. Этот факт меня очень удивил, так как открытие проф. Гильдебрандом того, что C. cava является стерильной при опылении своею собственной пыльцой, тогда еще не было сделано. Точно так же, на основании произведенных им немногочисленных опытов над рассматриваемым видом, он сделал вывод, что этот вид самостерилен. Два предыдущих случая интересны потому, что прежде ботаники считали (см., например, L e c o q, «De la Fécondation et de l'Hybridation», 1845, стр. 61, и L i n d l e y, «Vegetable Kingdom», 1853, стр. 436), что все виды Fumariaceae специально приспособлены к самоопылению.

C. lutea. — Покрытое растение образовало (1861) точно половину того числа коробочек, какое образовало незащищенное растение тех же размеров, росшее непосредственно рядом с ним. Когда шмели посещают цветы (я неоднократно видел, что они это делали), нижние лепестки внезапно отскакивают книзу, а пестик кверху; это происходит вследствие эластичности частей; эта эластичность проявляет свое действие, как только соединенные края капюшона венчика разъединяются при проникновении насекомого. Если же насекомые не посещают цветков, части цветка не приходят в движение. Тем не менее, многие из цветков на растениях, которые я накрыл, образовали коробочки, несмотря на то, что их лепестки и столбики все еще удерживали свое первоначальное положение, и к своему удивлению я нашел, что эти коробочки содержали семян более, чем коробочки от цветков, лепестки которых были искусственно разъединены и которым была дана возможность отскочить в сторону. Так, девять коробочек, образованных непотревоженными цветками, содержали пятьдесят три семени, тогда как девять коробочек от цветков, лепестки которых были искусственно разъединены, содержали только тридцать два семени. Но мы должны вспомнить, что если бы пчелам была дана возможность посетить эти цветки, то они посетили бы их в наилучшее для оплодотворения время. Цветки, лепестки которых были искусственно разъединены, завязали свои коробочки ранее цветков, которые были оставлены непотревоженными под сеткой. Для того чтобы показать, с каким постоянством цветки посещаются пчелами, я должен прибавить, что в одном случае были исследованы все цветки на некоторых незащищенных растениях и лепестки каждого из них были разъединены; во втором случае из сорока трех цветков сорок один цветок находился в таком состоянии. Гильдебранд указывает (H i l d e b r a n d, Pring. Jahr. f. wiss. Botanik, т. VII, стр. 450), что механизм частей у этого вида почти тот же, что и у *C. ochroleuca*, механизм которого он подробно описал.

Hypecoum grandiflorum (Fumariaceae). — Высоко самостерильно (H i l d e b r a n d, там же).

Kalmia latifolia (Ericaceae). — М-р В. Дж. Бил говорит (B e a l, «American Naturalist», 1867), что цветки, защищенные от насекомых, завядают и сбрасываются вместе с «большей частью пыльников, еще остающихся в кармашках».

Pelargonium zonale (Geraniaceae). — Почти стерильно; одно растение образовало два плода. Вероятно, что отдельные разновидности будут различаться в этом отношении, так как некоторые из них лишь слабо дихогамны.

Dianthus caryophyllus (Caryophyllaceae). — Образует очень мало коробочек, содержащих хорошие семена.

Phaseolus multiflorus (Leguminosae). Растения, защищенные от насекомых, образовали в двух случаях около одной трети и около одной восьмой полного числа семян; см. мою статью в «Gardeners' Chronicle», 1857, стр. 725, и 1858, стр. 828 [см. этот том, стр. 630 и 632], также «Annals and Mag. of Natural History», 3 серия,

1858, т. II, стр. 462. Д-р Огл (O g l e, «Pop. Science Review», 1870, стр. 168) нашел, что растение было вполне стерильным в том случае, когда оно было покрыто. Цветки не посещаются насекомыми в Никарагуа и, согласно мистеру Белту, этот вид там совершенно стерилен: [B e l t], «The Naturalist in Nicaragua», стр. 70.

Vicia faba (Leguminosae). — Семнадцать покрытых растений дали 40 бобов, тогда как семнадцать растений, оставленных незащищенными и росших в непосредственной близости в смежном ряду, образовали 135 бобов; эти последние растения были, следовательно, в три-четыре раза более плодовитыми, чем защищенные растения. Более подробное описание см. в «Gardeners' Chronicle», 1858, стр. 828 [см. этот том, стр. 632].

Erythrina (sp. ?) (Leguminosae).— Сэр В. Мак Артур сообщил мне, что в Новом Южном Уэлсе цветки не завязывают плодов, если лепестки не приводить в движение таким же точно образом, как это делают насекомые.

Lathyrus grandiflorus (Leguminosae). — В Англии более или менее стерилен. Никогда не дает бобов, если цветки не посещаются шмелями (а это происходит лишь редко) или если они не опылены искусственно; см. мою статью в «Gardeners' Chronicle», 1858, стр. 828 [см. этот том, стр. 632].

Sarothamnus scoparius (Leguminosae). — Чрезвычайно стерилен, если цветки не посещаются пчелами и не тревожатся ветром, ударяющим их об окружающую сетку.

Melilotus officinalis (Leguminosae). — Незащищенное растение, посещавшееся пчелами, образовало, по крайней мере, в тридцать раз более семян, чем растение защищенное. На этом последнем растении большое число кистей не образовало ни одного боба; несколько кистей образовало по одному или по два боба; пять кистей образовало по три боба; шесть образовало по четыре боба, и одна образовала шесть бобов. На незащищенном растении каждая из нескольких кистей образовала пятнадцать бобов, девять образовало от шестнадцати до двадцати двух бобов, и одна образовала тридцать бобов.

Lotus corniculatus (Leguminosae). — Несколько покрытых растений образовало только два пустых боба и ни одного хорошего семени.

Trifolium repens (Leguminosae). — Несколько растений было защищено от насекомых, и семена десяти цветочных головок этих растений и десяти головок других растений, росших вне сетки (которые, как я видел, посещались пчелами), были сосчитаны; семена последних растений почти в десять раз численно превосходили семена от защищенных растений. Опыт был повторен в следующем году, и двадцать защищенных головок дали тогда лишь одно недоразвившееся семя, в то время как двадцать головок на растениях вне сетки (которые, как я видел, посещались пчелами) дали 2290 семян, как было вычислено путем взвешивания всех семян и подсчета семян, содержавшихся в двух гранах.

T. pratense. — Сто цветочных головок на растениях, защищенных сеткой, не образовали ни одного семени, тогда как сто головок на растениях, росших вне сетки и посещавшихся пчелами, дали по весу 68 гранов семян; так как восемьдесят семян весили 2 грана, то 100 головок должны были бы дать 2720 семян. Я часто следил за этим растением и никогда не видел, чтобы медоносные пчелы сосали цветки каким-нибудь иным путем, чем с наружной стороны через отверстия, прогрызенные шмелями, или глубоко внизу между цветками, как будто бы они искали секрет, выделяемый чашечкой почти таким же образом, как описано м-ром Фаррером для Coronilla (F a r r e r, «Nature», 1874, июль 2, стр. 169). Я должен, однако, исключить один случай, когда смежное поле *Hedysarum onobrychis* было только что скошено, и когда пчелы, казалось, были приведены в отчаяние. В этом случае большинство цветков клевера было несколько подвядшим и содержало необыкновенное количество нектара, который пчелы были в состоянии сосать.

Опытный пчеловод м-р Майнер говорит, что в Соединенных штатах медоносные пчелы никогда не сосут красный клевер; а м-р Р. Колджет сообщил мне, что он наблюдал тот же факт в Новой Зеландии после завоза медоносных пчел на этот остров. С другой стороны, Г. Мюллер (H. Müller, «Befruchtung», стр. 224) часто видел, что медоносные пчелы посещают это растение в Германии как ради пыльцы, так и ради нектара, которого они достигают, раздвигая лепестки. По крайней мере, не подлежит сомнению то, что шмели являются главными опылителями обыкновенного красного клевера.[80]

T. incarnatum. — Цветочные головки, содержавшие зрелые семена на некоторых защищенных и незащищенных растениях, казались одинаково хорошими, но это было лишь обманчивой внешностью; 60 головок на последних растениях дали 349 гран семян, в то время как 60 головок защищенных растений дали только 63 грана, и многие из семян последней группы были жалкими и плохо развитыми. Следовательно, цветы, которые посещались пчелами, образовали в 5—6 раз более семян, чем цветы, которые были защищены. Защищенные растения, не будучи сильно истощены плодоношением, образовали во второй раз значительное число цветочных стеблей, тогда как незащищенные растения их не дали.

Cytisus laburnum (Leguminosae). — Семь готовых распуститься цветочных кистей были заключены в большой мешок, сделанный из сетки, и они, казалось, ни в какой мере не были при этом повреждены. Лишь три из них образовали бобы, каждый по одному, и эти три боба содержали одно, четыре и пять семян. Так что только один единственный боб на семи кистях заключал полное количество семян.

Cuphea purpurea (Lythraceae). — Семян не образовала. Другие цветки на этом же самом растении, искусственно опыленные под сеткой, дали семена.

Vinca major (Apocynaceae). — Обычно вполне стерильна, но иногда завязывает семена, если искусственно опылена перекрестно; см. мою заметку в «Gardeners' Chronicle», 1861, стр. 552 [см. этот том, стр. 640].

V. rosea. Ведет себя так же, как и последний вид: «Gardeners' Chronicle», 1861, стр. 699, 736, 831.

Tabernaemontana echinata (Apocynaceae). — Вполне стерильна.

Petunia violacea (Solanaceae). — Вполне стерильна, поскольку я мог заметить.[81]

Solanum tuberosum (Solanaceae). — Тинцман говорит (Tinzmann, «Gardeners' Chronicle», 1846, стр. 183), что некоторые сорта его вполне стерильны, если не опылены пыльцой другого сорта.

Primula scotica (Primulaceae). — Не-диморфный вид, который фертилен при опылении своею собственной пыльцой, но чрезвычайно стерилен при устранении насекомых. J. Scott, «Journal Linn. Soc. Bot.», т. VIII, 1864, стр. 119.

Cortusa matthioli (Primulaceae). — Защищенные растения совершенно стерильны; искусственно самоопыленные цветы вполне фертильны. J. Scott, там же, стр. 84.

Cyclamen persicum (Primulaceae). — В течение одного сезона несколько покрытых растений не образовало ни одного единственного семени.

Borago officinalis (Boraginaceae). — Защищенные растения образовали около половины того количества семян, которое образовали незащищенные.

Salvia tenori (Labiatae). — Вполне стерильна; но два или три цветка на верхушках трех колосовидных соцветий, которые касались сетки в то время, когда дул ветер, образовали немного семян. Эта стерильность не являлась следствием неблагоприятного действия сетки, так как я опылил пять цветков пыльцой от соседнего растения, и все они дали прекрасные семена. Я удалил сетку в то время, как одна небольшая ветка еще имела не совсем увядшие цветки; последние посещались пчелами и дали семена.

S. coccinea. — Некоторые покрытые растения образовали большое количество плодов, но, я думаю, они не образовали и половины того числа, которое дали непокрытые растения; двадцать восемь плодов, образованных естественным путем защищенным растением, содержали в среднем только 1,45 семени, тогда как некоторые искусственно самоопыленные плоды на том же самом растении содержали более чем вдвое превосходившее указанное число, а именно 3,3 семени.

Bignonia (вид неизвестен; Bignoniaceae). — Вполне стерильна; см. мое сообщение [выше] о самостерильных растениях.

Digitalis purpurea (Scrophulariaceae). — Чрезвычайно стерильна, так как образовалось лишь небольшое число плохо развитых коробочек.

Linaria vulgaris (Scrophulariaceae). — Чрезвычайно стерильна.

Antirrhinum majus, красная разновидность (Scrophulariaceae).— Пятьдесят коробочек, собранных с крупного растения, находившегося под сеткой, содержали по весу 9,8 грана семян; но многие (к сожалению, несосчитанные) из этих пятидесяти коробочек не содержали семян. Пятьдесят коробочек на растении, вполне доступном для посещения шмелями, содержали 23,1 грана семян, т. е. по весу более чем в два раза, но в этом случае опять многие из пятидесяти коробочек не содержали семян.

A. majus (белая разновидность, с розовым зевом). Пятьдесят коробочек, из которых лишь очень немногие были пустыми, на покрытом растении содержали 20 гран семян; таким образом, эта разновидность, повидимому, является гораздо более самофертильной, чем предыдущая. У д-ра В. Огла (O g l e, «Pop. Science Review», янв. 1870, стр. 52) растение этого вида, будучи защищенным от посещения его насекомыми, было гораздо более стерильным, чем у меня, так как оно образовало только две небольшие коробочки. В качестве иллюстрации деятельного участия пчел я могу добавить, что м-р Крокер кастрировал некоторое количество молодых цветков и оставил их незащищенными; эти цветки дали столько же семян, сколько и некастрированные цветки.

A. majus (пелорическая разновидность). — Эта разновидность вполне фертильна в том случае, когда она опыляется своею собственной пыльцой, но крайне стерильна, когда предоставлена естественному опылению и не покрыта, так как шмели не могут вползать в узкие трубчатые цветки.

Verbascum phoeniceum (Scrophulariaceae). — Вполне стерильно.

V. nigrum. — Вполне стерильно.

} См. мое сообщение [выше] о самостерильных растениях.

Campanula carpathica (Lobeliaceae). — Вполне стерильна.[82]

Lobelia ramosa (Lobeliaceae). — Вполне стерильна.

L. fulgens. — В моем саду это растение никогда не посещалось пчелами и вполне стерильно, но в питомнике, находящемся на расстоянии нескольких миль, я видел, что шмели посещали эти цветы, и они образовали некоторое число коробочек.

Isotoma (белоцветковая разновидность; Lobeliaceae). — Пять растений, оставленных незащищенными в моей оранжерее, образовали двадцать четыре хорошие коробочки, содержавшие вместе 12,2 грана семян, и тринадцать других, очень плохо развитых коробочек, которые были выброшены. Пять растений, защищенных от насекомых, но в других отношениях поставленных в те же условия, что и упомянутые выше растения, образовали шестнадцать прекрасных коробочек, а двадцать других — очень слабо развитые и выброшенные. Шестнадцать хороших коробочек содержали семена, находившиеся по весу в таком количественном отношении, что двадцать четыре коробочки должны были бы дать 4,66 грана. Таким образом, незащищенные растения образовали по весу приблизительно в три раза больше семян, чем растения защищенные.

Leschenaultia formosa (Goodeniaceae). — Вполне стерильны. Результаты моих опытов над этим растением, показывающие необходимость содействия насекомых, приведены в «Gardeners' Chronicle», 1871, стр. 1166 [см. этот том, стр. 645].

Senecio cruentus (Compositae). — Вполне стерильно; см. [выше] мое сообщение о самостерильных растениях.

Heterocentron mexicanum (Melastomaceae). — Вполне стерильно; но этот вид и другие приведенные ниже члены этой группы образуют в изобилии семена при искусственном самоопылении.

Rhexia glandulosa (Melastomaceae). — Завязывает естественным путем лишь две или три коробочки.

Centradenia floribunda (Melastomaceae). — В течение нескольких лет образовывала естественным путем две или три коробочки, иногда не образовывала ни одной.

Pleroma (неустановленный вид из Кью; Melastomaceae). — В течение нескольких лет образовывала естественным путем одну или две коробочки, иногда не образовывала ни одной.

Monochoetum ensiferum (Melastomaceae). — В течение нескольких лет образовывало естественным путем две или три коробочки, иногда не образовывало ни одной.

Hedychium (неустановленный вид; Marantaceae). — Почти самостерильно без посторонней помощи.

Orchideae. — Громадное число видов стерильно, если устранены насекомые. [83]

Список растений, которые, будучи защищены от насекомых, либо вполне фертильны, либо дают более чем половинное число семян, образуемых незащищенными растениями

Passiflora gracilis (Passifloraceae). — Образует много плодов, но эти плоды содержат меньше семян, чем плоды от перекрестноопыленных цветков.

Brassica oleraceae (Cruciferae). — Образует много стручков, но они обычно не так богаты семенами, как стручки на непокрытых растениях.

Raphanus sativus (Cruciferae). — Половина большого ветвистого растения была покрыта сеткой и так же обильно покрылась стручками, как и другая, непокрытая половина; но двадцать стручков последней половины содержали в среднем по 3,5 семени, тогда как двадцать защищенных стручков содержали только по 1,85 семени, т. е. лишь немного более половины первого числа. Может быть, было бы более правильным включить это растение в первый список.

Iberis umbellata (Cruciferae). — Высоко фертильна.

I. amara. — Высоко фертильна.

Reseda odorata и *lutea* (Resedaceae). — Некоторые особи совершенно самофертильны.

Euryale ferox (Nymphaeaceae). — Профессор Каспари сообщил мне, что это растение высоко самофертильно, если устранены насекомые. В статье, цитированной ранее, он сообщает, что его растения (точно так же, как и растения *Victoria regia*) образуют одновременно лишь по одному цветку и что, так как этот вид является однолетним и был интродуцирован в 1809 году, он должен был подвергаться самоопылению на протяжении последних пятидесяти шести поколений; но д-р Гукер заверил меня, что, насколько он знает, это растение ввозилось повторно и что в Кью, как у Euryale, так и у Victoria, одно и то же растение образует несколько цветков в одно и то же время.

Nymphaea (Nymphaeaceae). — Некоторые виды, как мне сообщил профессор Каспари, вполне самофертильны в том случае, когда устранены насекомые.

Adonis aestivalis (Ranunculaceae). — Согласно профессору Г. Гофману (Hoffmann, «Speciesfrage», стр. 11), образует семена в изобилии в том случае, когда защищено от насекомых.

Ranunculus acris (Ranunculaceae). — В изобилии образует семена под сеткой.

Papaver somniferum (Papaveraceae). — Тридцать коробочек от непокрытых растений дали 15,6 грана семян, и тридцать коробочек от покрытых растений, росших на той же самой грядке, дали 16,5 грана; таким образом, последние растения были более продуктивны, чем непокрытые. Профессор Г. Гофман (Hoffmann, «Speciesfrage», 1875, стр. 53) также нашел, что этот вид является самофертильным в том случае, когда он защищен от насекомых.

P. vagum. — В конце лета образовал в изобилии семена, которые хорошо прорастали.

P. argemonoides.
Glaucium luteum (Papaveraceae).
Argemone ochroleuca (Papaveraceae).
} Согласно Гильдебранду (Hildebrand, Jahrbuch für w. Bot., т. VII, стр. 466), самоопыленные естественным путем цветки отнюдь не являются стерильными.

Adlumia cirrhosa (Fumariaceae). — В изобилии завязывает коробочки.

Hypecoum procumbens (Fumariaceae). — Гильдебранд говорит (там же) относительно защищенных цветков, что «наступает хорошее образование плодов».

Fumaria officinalis (Fumariaceae). — Покрытые и незащищенные растения образовали, повидимому, одинаковое число коробочек, и семена первых представлялись на-глаз одинаково хорошими. Я часто следил за этим растением, это же делал и Гильдебранд, и мы никогда не видели, чтобы какое-либо насекомое посещало цветки. Г. Мюллер точно так же был поражен той редкостью, с которой насекомые посещают это растение, хотя он иногда видел медоносных пчел, работавших [в цветках]. Возможно, что цветки посещаются небольшими ночными бабочками, что, вероятно, имеет место у следующего вида.

F. capreolata. — Я следил за несколькими большими грядками этого растения, росшего в диком состоянии, в течение нескольких дней, но цветы ни разу не посещались насекомыми, хотя однажды был замечен шмель, который тщательно их обследовал. Тем не менее, поскольку нектарник содержит много нектара, особенно вечером, я был убежден в том, что эти цветы посещаются, вероятно, ночными бабочками. Лепестки в естественных условиях не разъединяются и не приоткрываются даже в самой малой степени; но они были открыты каким-то способом у некоторого количества цветков совершенно так, как это бывает в том случае, когда толстая щетинка проталкивается в нектарник; таким образом, в этом отношении они напоминают цветки *Corydalis lutea*. Были исследованы тридцать четыре соцветия, из которых каждое содержало помногу цветков; двадцать из них имели от одного до четырех цветков, открытых вышеописанным образом, тогда как четырнадцать не имели ни одного такого цветка. Поэтому ясно, что некоторые из цветков посещались насекомыми, в то время как большинство их не посещалось; однако почти все образовали коробочки.

Linum usitatissimum (Linaceae). — Повидимому, является вполне фертильным. H. Hoffmann, «Bot. Zeitung», 1876, стр. 566.

Impatiens barbigera (Balsaminaceae). — Цветки, хотя и превосходно приспособленные к перекрестному опылению пчелами, охотно посещающими их, обильно завязывают плоды под сеткой.

I. noli-me-tangere (Balsaminaceae). — Этот вид образует цветки клейстогамные и цветки совершенные. Одно растение было покрыто сеткой, и несколько совершенных цветков, отмеченных нитками, дали одиннадцать самоопыленных естественным путем коробочек, которые содержали в среднем по 3,45 семени. Я сделал упущение и не установил числа семян, образованных совершенными цветками,

которые были доступны для посещения насекомыми, но считаю, что оно не сильно превышает приведенное выше среднее число. М-р А. В. Беннет тщательно описал строение цветков *I. fulva* ([Bennett], «Journal Linnean Society», т. XIII, Botany, 1872, стр. 147). Имеются указания на то, что этот вид стерилен при опылении своею собственной пыльцой («Gardeners' Chronicle», 1868, стр. 1286), и если это так, то он представляет собой замечательный контраст с *I. barbigera* и *noli-me-tangere*.

Limnanthes douglasii (Geraniaceae). — Высоко фертильно.

Viscaria oculata (Caryophyllaceae).— Образует в изобилии коробочки с хорошими семенами.

Stellaria media (Caryophyllaceae). — Покрытые и непокрытые растения образовали одинаковое число коробочек, и семена обоих оказались одинаково многочисленными и хорошими.

Beta vulgaris (Chenopodiaceae). — Высоко самофертильно.[84]

Vicia sativa (Leguminosae).— Защищенные и незащищенные растения образовали одинаковое число одинаково хороших бобов и одинаково хорошие семена. Если и была какая-либо разница между двумя группами, то она заключалась в том, что покрытые растения были более продуктивными.

V. hirsuta. — Этот вид дает наиболее мелкие цветки из всех британских бобовых растений. Результат покрывания растений был точно такой же, как и у предыдущего вида.

Pisum sativum (Leguminosae). — Вполне фертилен.

Lathyrus odoratus (Leguminosae). — Вполне фертилен.

L. nissolia. — Вполне фертилен.

Lupinus luteus (Leguminosae). — Вполне продуктивен.

L. pilosus. — Образовал бобы в изобилии.

Ononis minutissima (Leguminosae). — Двенадцать совершенных цветков на одном растении под сеткой были отмечены нитками и образовали восемь бобов, содержавших в среднем по 2,38 семени. Бобы, образованные цветками, посещавшимися насекомыми, содержали бы, вероятно, в среднем по 3,66 семени, судя по результатам искусственного перекрестного опыления.

Phaseolus vulgaris (Leguminosae). — Совершенно фертилен.

Trifolium arvense (Leguminosae). — Чрезвычайно мелкие цветки непрестанно посещались медоносными пчелами и шмелями. В том случае, когда были устранены насекомые, цветочные головки, повидимому, образовали столько же и одинаково хороших семян, как и незащищенные головки.

T. procumbens. — В одном случае покрытые растения, казалось, образовали столько же семян, как и непокрытые. Во втором случае шестьдесят непокрытых цветочных головок дали 9,1 грана семян, тогда как шестьдесят головок на защищенных растениях образовали не менее 17,7 грана; таким образом, эти последние растения были значительно более продуктивными; но я предполагаю, что этот результат был случайным. Я часто наблюдал это растение и никогда не видел, чтобы насекомые посещали цветки; но я подозреваю, что цветки этого вида, и в особенности цветки *Trifolium minus*, посещаются небольшими ночными бабочками, которые, как я слышал от м-ра Бонда, часто посещают более мелкие клевера.

Medicago lupulina (Leguminosae). — Вследствие опасности потери семян, я был принужден собрать бобы прежде, чем они вполне созрели; 150 цветочных головок на растениях, посещавшихся пчелами, образовали бобы, весившие 101 гран, тогда как 150 головок на защищенных растениях образовали бобы, весившие 77 гран. Неравенство было бы, вероятно, еще бо̀льшим, если бы все зрелые семена могли быть собраны и сравнены надежным образом. Иг. Урбан (Urban,

Keimung, Blüthen etc., bei Medicago, 1873) описал способы опыления [представителей] этого рода, точно так же, как это сделал Г. Генсло ([G. Henslow], «Journal of Linn. Soc. Bot.», т. IX, 1866, стр. 327 и 355).

Nicotiana tabacum (Solanaceae). — Вполне самофертильна.

Ipomoea purpurea (Convolvulaceae). — Высоко самофертильна.

Leptosiphon androsaceus (Polemoniaceae). — Растения под сеткой образовали большое число коробочек.

Primula mollis (Primulaceae).— Не-диморфный вид, самофертилен; J. Scott, «Journal Linn. Soc. Bot.», т. VIII, 1864, стр. 120.

Nolana prostrata (Nolanaceae). — Покрытые растения в оранжерее дали семена по сравнению с непокрытыми растениями, цветы которых посещались многочисленными пчелами, в весовом отношении 100 : 61.

Ajuga reptans (Labiatae). — Завязала большое число семян, но ни один из стеблей под сеткой не образовал их так много, как некоторые непокрытые стебли, росшие в соседстве с ними.

Euphrasia officinalis (Scrophulariaceae). — Покрытые растения образовали семена в изобилии; образовали ли они семена в меньшем количестве, чем незащищенные растения, — я не могу сказать. Я видел двух небольших насекомых из Diptera (*Dolichopos nigripennis* и *Empis chioptera*), несколько раз сосавших цветки; когда они вползали в цветки, то они терлись о щетинки, которые выступают из пыльников, и покрывались пыльцой.

Veronica agrestis (Scrophulariaceae). — Покрытые растения образовали семена в изобилии. Я не знаю, посещались ли цветки какими-либо насекомыми; но я наблюдал Syrphidae, повторно покрытых пыльцой, которые посещали цветки *V. hederaefolia* и *chamaedrys*.

Mimulus luteus (Scrophulariaceae). — Высоко самофертильно.

Calceolaria (оранжерейная разновидность). (Scrophulariaceae). — Высоко самофертильна.

Verbascum thapsus (Scrophulariaceae). — Высоко самофертильно.

V. lychnitis. — Высоко самофертильно.

Vandellia nummularifolia (Scrophulariaceae). — Совершенные цветки образуют большое количество коробочек.

Bartsia odontites (Scrophulariaceae). — Покрытые растения образовали большое количество семян; но некоторые из них были сморщенными и не столь многочисленными, как семена, образованные незащищенными растениями, которые непрестанно посещались медоносными пчелами и шмелями.

Specularia speculum (Lobeliaceae). — Покрытые растения образовали почти столько же коробочек, сколько и непокрытые.

Lactuca sativa (Compositae). — Покрытые растения образовали некоторое число семян, но лето было влажным и неблагоприятным.

Galium aparine (Rubiaceae). — Покрытые растения образовали совершенно столько же семян, сколько и непокрытые.

Apium petroselinum (Umbelliferae). — Покрытые растения были, повидимому, так же продуктивны, как и непокрытые.

Zea mays (Gramineae). — Единственное растение в оранжерее образовало большое количество зерен.

Canna warscewiczi (Marantaceae). — Высоко самофертильна.

Orchidaceae. — В Европе *Ophrys apifera* так же регулярно самоопыляется, как и всякий клейстогамный цветок. В Соединенных Штатах, в южной Африке и в Австралии имеется небольшое число видов, которые вполне самофертильны. Эти несколько случаев приведены во 2-м издании моей работы об опылении орхидей.

Allium cepa (кровянокрасная разновидность; Liliaceae). — Четыре цветочные головки были покрыты сеткой, и они образовали несколько меньше и более мелких коробочек, чем коробочки на непокрытых головках. Коробочки одной из непокрытых головок были сосчитаны; число их было 289, тогда как на хорошей головке под сеткой было только 199 коробочек.

Каждый из этих списков чисто случайно содержит одно и то же число родов, именно сорок девять. * В первом списке роды включают шестьдесят пять видов, а роды во втором списке — шестьдесят видов; орхидеи из обоих исключены. Если бы были включены роды этого последнего отряда, точно так же как роды Asclepiadeae и Apocynaceae, то число видов, которые являются стерильными при устранении насекомых, сильно бы возросло. Но списки ограничиваются видами, с которыми на самом деле проводились опыты. Результаты можно считать лишь приблизительно точными, так как плодовитость является настолько изменчивым признаком, что каждый вид должен был бы быть испытан несколько раз. Указанное выше число видов, именно 125, является ничтожным по сравнению со множеством существующих растений; но один тот факт, что более чем половина их стерильна в указанной степени в том случае, когда устранены насекомые, является фактом поразительным, так как всякий раз, когда пыльца должна переноситься из пыльников на рыльце для того, чтобы обеспечить полную плодовитость, имеется, по крайней мере, большая вероятность перекрестного опыления. Я, однако, не думаю, что если бы все известные растения были испытаны таким же самым образом, то половина оказалась бы стерильной в указанных пределах, так как для опыта были отобраны многие цветы, строение которых было чем-либо замечательно; а такие цветы часто нуждаются в помощи насекомых. Так, из сорока девяти родов первого списка около тридцати двух имеют цветки, которые асимметричны или имеют какую-либо замечательную особенность, тогда как во втором списке, в который входят виды вполне или умеренно фертильные при устранении насекомых, лишь около двадцати одного из сорока девяти видов асимметричны или представляют какую-либо замечательную особенность.

Способы перекрестного опыления. — Наиболее важным из всех способов, с помощью которых пыльца переносится из пыльников на рыльце того же самого цветка или от цветка к цветку, является

* Растения, вошедшие в эти два списка, энтомофильны, т. е. приспособлены к опылению насекомыми, за исключением Zea и Beta, которые анемофильны, т. е. опыляются ветром. Поэтому я могу здесь повторить, что, согласно Римпау ([Rimpau, Selbststerilität des Roggens], «Landwirt. Jahrbuch», B. VI, 1877, стр. 192—233 и 1073), рожь стерильна, если устранен доступ пыльцы от других растений, тогда как пшеница и ячмень при этих условиях вполне плодовиты. Римпау утверждает (стр. 199), что различные разновидности пшеницы ведут себя различно в отношении самоопыления и перекрестного опыления. Он удалял в раннем возрасте все пыльники из цветков одной разновидности пшеницы, которая, тем не менее, образовала значительное число зерен, будучи опылена окружающими растениями. Я привожу этот факт, так как мистер А. Дж. Вильсон делает из своих превосходных опытов заключение (Wilson, «Gardeners' Chronicle», 1874, март 24, стр. 375), что пшеница неизменно самоопыляется, и, без сомнения, это является общим правилом. М-р Вильсон думает, что вся пыльца, высыпаемая выставившимися наружу пыльниками, совершенно бесполезна. Это — заключение, которое потребовало бы очень строгой проверки для того, чтобы заставить меня его признать.[85]

[перенос при помощи] насекомых, принадлежащих к отрядам Hymenoptera, Lepidoptera и Diptera, а в некоторых частях света [перенос при помощи] птиц. * Следующим по важности фактором, имеющим, однако, совершенно подчиненное значение, является ветер, а для некоторых водяных растений, согласно Дельпино, **—водные течения. Один лишь факт необходимости во многих случаях посторонней помощи для переноса пыльцы и многочисленные приспособления для этой цели делают весьма вероятным, что этим путем достигается какое-то большое преимущество; это заключение теперь прочно установлено, благодаря доказанному превосходству в отношении роста, мощи и плодовитости растений, происшедших от перекрестного опыления, над растениями, происшедшими от самоопыления. Но нам нужно всегда иметь в виду, что должны быть достигнуты две несколько противоположные цели: первой и более важной целью является образование семян какими бы то ни было способами, а второй — перекрестное опыление.

Преимущества, получаемые от перекрестного опыления, проливают свет на бо́льшую часть главных признаков цветов. Мы можем, таким образом, понять их крупные размеры и яркую окраску, и в некоторых случаях яркие оттенки соседних частей, например, цветоножек, прицветников, даже настоящих листьев, например, у Poinsettia, и т. д.[86] Благодаря этим средствам они делаются заметными для насекомых по́ тому же принципу, по какому почти каждый плод, который поедается птицами, представляет по цвету резкий контраст с зеленой листвой для того, чтобы он мог быть виден, а его семена широко распространены. У некоторых цветов заметность достигается даже за счет репродуктивных органов, как, например, у язычковых цветков многих Compositae, у наружных цветков Hydrangea и у терминальных цветков Muscari. Есть также основание считать, и таково

* Я приведу здесь все известные мне случаи опыления цветов птицами. В южной Бразилии колибри, несомненно, опыляют различные растения, которые стерильны без их помощи (Fritz Müller, «Bot. Zeit.», 1870, стр. 274—275, и «Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss.», т. VII, 1872, стр. 24). Колибри с длинным клювом посещают цветы Brugmansia, тогда как некоторые из видов колибри с коротким клювом часто проникают в их крупный венчик для того, чтобы получить нектар незаконным путем, таким же самым образом, как это делают пчелы во всех частях света. Повидимому, действительно, клювы колибри специально приспособлены к различного рода цветкам, которые они посещают: в Кордильерах они извлекают нектар у видов Salvia и разрывают цветки видов Tacsonia; в Никарагуа м-р Белт видел, что они извлекали нектар из цветков Marcgravia и Erythrina и, таким образом, переносили пыльцу от цветка к цветку. Есть указания на то, что в Северной Америке они посещают цветки Impatiens (Gould, «Introduction to the Trochilidae, 1861, стр. 15, 120; «Gard. Chronicle», 1869, стр. 389; Belt, «The Naturalist in Nicaragua», стр. 129; «Journal of Linn. Soc. Bot.», т. XIII, 1872, стр. 151). Я должен добавить, что в Чили я часто видел Mimus, голова которого была желтой от пыльцы, принадлежавшей, как я полагаю, Cassia. Меня уверили в том, что на мысе Доброй Надежды Strelitzia опыляется с помощью Nectarinidae. Едва ли можно сомневаться в том, что в Австралии многие цветы опыляются многочисленными сосущими мед птицами этой страны. Мистер Уоллес замечает (Address to the Biological Section, Brit. Assoc., 1876), что он «часто наблюдал, что у молуккских попугаев лори, имеющих язык в форме щеточки, клюв и лицевая сторона головы были покрыты пыльцой». В Новой Зеландии многие особи Anthornis melanura имели головы, окрашенные пыльцой цветов эндемичного вида Fuchsia (Potts, «Transact. New Zealand Institute», т. III, 1870, стр. 72).

** См. также интересный очерк Ашерсона (Ascherson) в «Bot. Zeitung», 1871, стр. 444.

было мнение Шпренгеля, что цветы различаются по окраске в соответствии с посещающими их видами насекомых.

Для привлечения насекомых служит не только яркая окраска цветов, но для этой цели часто имеются темно окрашенные полосы и пятна, относительно которых Шпренгель давно уже утверждал, что они служат для указания пути к нектарнику. Эти пятна идут в лепестках по жилкам или лежат между ними. Они могут встречаться лишь на одном или на всех лепестках, за исключением одного или нескольких верхних или нижних; или же они могут образовывать темное кольцо вокруг трубчатой части венчика или ограничиваться лишь губами неправильного цветка. У белых разновидностей многих цветов, таких, как *Digitalis purpurea*, *Antirrhinum majus*, некоторые виды Dianthus, Phlox, Myosotis, Rhododendron, Pelargonium, Primula и Petunia, пятна обычно сохраняются тогда, когда остальная часть венчика стала чисто белой; но, быть может, это обусловливается просто тем, что их окраска является более интенсивной и, таким образом, исчезает менее легко. Представление Шпренгеля об использовании этих рисунков в качестве знаков, указывающих путь к нектару, казалось мне в течение долгого времени фантастичным, так как насекомые и без этой помощи легко обнаруживают нектарник и снаружи прогрызают через него отверстия. Они также обнаруживают мелкие выделяющие нектар железки на прилистниках и листьях некоторых растений. Кроме того, небольшое число растений, например, некоторые маки, которые не являются медоносными, имеют рисунок, служащий указателем [для насекомых]; но, быть может, мы могли бы ожидать, что небольшое число растений должно было бы сохранять следы того, что они прежде являлись медоносными. С другой стороны, эти рисунки являются гораздо более обычными у асимметричных цветов, вход в которые может легче запутать насекомых, чем у цветов симметричных. Сэр Д. Лёббок доказал также, что пчелы легко распознают цвета, и что они теряют много времени, если местоположение меда, который они один раз посетили, изменилось, хотя бы в самой малой степени. * Следующий случай дает, я думаю, наилучшее доказательство того, что эти рисунки, действительно, развились в корреляции с нектарником. Два верхних лепестка обыкновенного Pelargonium имеют такой рисунок близ своего основания; я несколько раз наблюдал, что, когда цветки изменяются таким образом, что становятся пелорическими или правильными, они теряют свои нектарники и в то же время и темный рисунок. Когда нектарник лишь частично недоразвивается, то рисунок теряет лишь один из верхних лепестков. Следовательно, нектарник и эти рисунки, несомненно, стоят в некоторого рода тесном соотношении друг с другом, и наиболее простым взглядом является тот, согласно которому они развились вместе для специальной цели; единственно понятная цель — это та, что рисунок служит для указания пути к нектарнику. Однако из того, что уже было сказано, явствует, что насекомые могут обнаружить нектар без помощи указывающих путь рисунков. Они полезны растению лишь в том отношении, что помогают насекомым посещать и высасывать большее число цветков в данный промежуток времени, чем было бы возможно в другом случае; таким образом,

* Lubbock, «British Wild Flowers in relation to Insects», 1875, стр. 44.

здесь имеется бо̀льшая возможность опыления пыльцой, перенесенной от другого растения, а это, мы знаем, представляет первостепенную важность.

Аромат, испускаемый цветами, привлекает насекомых, как я наблюдал в том случае, когда растения были покрыты муслиновой сеткой. Нэгели прикреплял к веткам искусственные цветы, надушив их эфирными маслами и оставив другие цветы не надушенными; насекомые, несомненным образом, привлекались первыми.* Повидимому, насекомые должны руководиться одновременным действием внешнего вида и запаха, так как г. Плато ** нашел, что прекрасно сделанные, но не имеющие запаха искусственные цветы никогда не вводили насекомых в заблуждение. В следующей главе будет показано, что цветы некоторых растений остаются вполне распустившимися в продолжение дней и недель и не привлекают насекомых; является вероятным, что эти цветы оставляются насекомыми без внимания вследствие того, что они еще не выделили нектара и не приобрели аромата. Можно сказать, что природа иногда производит в широких размерах тот же самый эксперимент, как и тот, который произведен г. Плато. Многие цветы являются одновременно заметными и ароматными. Из всех окрасок преобладает белая, а из белых цветов относительно значительное число, по сравнению с цветами другой окраски, имеет приятный запах, именно 14,6%; из красных цветов приятный запах имеют лишь 8,2%.*** Тот факт, что относительно большее число белых цветов имеет приятный запах, может отчасти зависеть от того, что цветы, которые опыляются ночными бабочками, нуждаются в двух свойствах: заметности в сумерках и аромате. Большинство цветов, опыляемых сумеречными или ночными насекомыми, испускает свой аромат главным образом или исключительно вечером, и таким образом уменьшается вероятность того, что их посетят и похитят их нектар плохо приспособленные [к этому] дневные насекомые. Некоторые цветы, как раз в высшей степени ароматные, зависят в отношении своего опыления лишь от этого качества, например, ночная фиалка (Hesperis) и некоторые виды Daphne; они представляют тот редкий случай, когда опыляющиеся при помощи насекомых цветы окрашены в темный цвет.

Накопление запаса нектара в защищенном месте явно связано с посещением насекомыми. Так же обстоит дело и с положением, которое принимают тычинки и пестики постоянно или в соответствующее время благодаря своим собственным движениям, так как, когда они находятся в зрелом состоянии, они неизменно стоят на пути, ведущем к нектарнику. Форма нектарника и соседних частей точно так же находится в соответствии с особыми видами насекомых, обычно посещающих цветки; это было ясно показано Г. Мюллером, сравнившим долинные виды, посещаемые, главным образом, пчелами, с принадлежащими к тем же самым родам альпийскими видами,

* Nägeli, «Enstehung etc., der naturhist. Art», 1865, стр. 23.

** Plateau, «Proceedings of the French Assoc. for the Advancement of Science», 1876.

*** Окраска и аромат цветов 4 200 видов представлены в виде таблицы Ландграбе, а также Шюблером и Кёлером. Я не видел их оригинальных работ, но очень полное извлечение дано в лондонском «Gardener's Magasine», т. XIII, 1837, стр. 367.

которые посещаются бабочками.* Цветки могут быть также приспособлены к определенным видам насекомых путем выделения нектара, который является особенно привлекательным для них и непривлекательным для других родов; наиболее удивительным известным мне примером этого рода является *Epipactis latifolia*, так как она посещается исключительно осами. Существуют также такие структурные образования, как волоски внутри венчика наперстянки (Digitalis), которые, повидимому, служат для того, чтобы устранить [посещение] насекомых, которые не являются хорошо приспособленными к переносу пыльцы с одного цветка на другой. ** Мне нет необходимости говорить здесь о бесконечных приспособлениях, таких, как клейкие железки, прикрепленные к пыльцевым массам Orchideae и Asclepiadae, или липкое или шероховатое состояние пыльцевых зерен многих растений, или раздражимость их тычинок, которые производят движения при прикосновении насекомых, и т. д., так как все эти приспособления явно благоприятствуют перекрестному опылению или обеспечивают его.

Все обыкновенные цветки открыты настолько, что насекомые с некоторым усилием могут проникнуть в них, несмотря на то, что некоторые, как, например, львиный зев (Antirrhinum), цветки различных Papilionaceae и Fumariaceae, с виду являются закрытыми. Нельзя утверждать, что открытое состояние их необходимо для плодовитости, так как клейстогамные цветки, которые постоянно закрыты, дают полное количество семян. Пыльца содержит много азота и фосфора — два наиболее ценных из всех элементов, необходимых для роста растений, но у наиболее широко раскрытых цветков большое количество пыльцы потребляется пожирающими пыльцу насекомыми, и большое количество ее гибнет во время продолжительного дождя. Многие растения защищаются насколько возможно от вреда, приносимого последним, тем, что пыльники открываются лишь в сухую погоду, *** — расположением и формой некоторых или всех лепестков, присутствием волосков и т. д. и, как показал в своей интересной статье Кернер, **** посредством движений лепестков или всего цветка в течение холодной и влажной погоды. Для того чтобы компенсировать потерю пыльцы, происходящую столь различными путями, пыльники образуют значительно большее количество ее, чем это необходимо для опыления данного цветка. Я знаю это из моих соб-

* H. Müller, «Nature», 1874, стр. 110; 1875 стр. 190; 1876, стр. 210, 289.

** Belt, «The Naturalist in Nicaragua», 1874, стр. 132. Кернер показал в своем превосходном очерке «Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste, 1876», что многие структуры — волоски, липкие железки, расположение частей и т. д. защищают цветки от доступа ползающих или бескрылых насекомых, которые похищали бы нектар и, однако, не приносили бы пользы виду, так как обыкновенно они не переносят пыльцу с одного растения на другое, но лишь с цветка на цветок на одном и том же растении.

*** М-р Блэкли наблюдал, что зрелые пыльники ржи не раскрываются в том случае, когда содержатся под стеклянным колоколом во влажной атмосфере, тогда как другие пыльники, подвергнутые воздействию той же температуры, на открытом воздухе открываются свободно. Он нашел также, что количество пыльцы, приставшей к липким пластинкам, которые были прикреплены к бумажным змеям и запущены в атмосферу, в продолжение первых хороших и сухих дней после сырой погоды является значительно бо́льшим, чем в другое время: Blackley, «Experimental Researches on Hay Fever», 1873, стр. 127.

**** Kerner, «Die Schutzmittel des Pollens», 1873.

ственных опытов над Ipomoea, приведенных во введении; это еще более ясно выявляется в изумительно малом количестве пыльцы, образуемой клейстогамными цветками, которые совершенно не теряют своей пыльцы, по сравнению с количеством пыльцы, продуцируемой открытыми цветками, образуемыми теми же самыми растениями; однако это малое количество является достаточным для оплодотворения всех их многочисленных семян. М-р Хассел взял на себя труд подсчитать число пыльцевых зерен, образованных одним цветком одуванчика (Leontodon), и нашел, что это число равно 243 600, а у пиона 3 654 000 зерен. * Одно растение Typha образовало 144 грана пыльцы, и так как это растение анемофильное с очень мелкими пыльцевыми зернами, то число их в приведенном выше весовом количестве должно быть громадным. Мы можем судить об этом на основании следующих фактов: доктор Блэкли ** установил остроумным методом, что у трех приводимых ниже анемофильных растений один гран пыльцы содержал: у *Lolium perenne* — 6 032 000 зерен, у *Plantago lanceolata* — 10 124 000 зерен и у *Scirpus lacustris* — 27 302 050. Мистер А. Дж. Вильсон вычислил путем микроизмерения, *** что один цветок ржи дал 60 000 пыльцевых зерен, в то время как один цветок яровой пшеницы дал всего 6864 зерна. Редактор «Botanical Register» сосчитал семяпочки в цветках *Wistaria sinensis*, тщательно определил число пыльцевых зерен и нашел, что на каждую семяпочку приходилось 7000 пыльцевых зерен. **** У Mirabilis достаточно трех или четырех, очень крупных у нее, пыльцевых зерен для того, чтобы оплодотворить семяпочку; но я не знаю, сколько пыльцевых зерен образовывает один цветок. Кёльрейтер нашел, что у Hibiscus для оплодотворения всех семяпочек цветка необходимы шестьдесят пыльцевых зерен, и вычислил, что один цветок образует 4863 пыльцевых зерна, или количество, превышающее необходимое число в восемьдесят один раз. У *Geum urbanum*, однако, согласно Гертнеру, пыльцы образуется лишь в десять раз больше необходимого количества. ***** Так как мы видим, таким образом, что открытое состояние всех обыкновенных цветков и происходящая отсюда потеря большого количества пыльцы вызывают необходимость в образовании такого громадного избытка этого ценного вещества,[87] то можно было бы задать вопрос, почему цветки всегда остаются открытыми? Так как в растительном мире существует много растений, которые дают клейстогамные цветки, то едва ли может быть сомнение в том, что все открытые цветки могли бы легко быть обращены в закрытые. Те последовательные шаги, которыми мог осуществляться этот процесс, можно в настоящее время видеть у *Lathyrus nissolia*, *Biophytum sensitivum* и у многих других растений. Ответ на поставленный выше вопрос, очевидно, тот, что у постоянно закрытых цветков не может быть перекрестного опыления.

Частота, почти правильность, с которой пыльца переносится насекомыми с цветка на цветок, часто на значительное расстояние,

* Hassall, «Annals and Mag. of Nat. Hist.», т. VIII, 1842, стр. 108.

** Blackley, «New Observations on Hay Fever», 1877, стр. 14.

*** Wilson, «Gardeners' Chronicle», March 1874, стр. 376.

**** Цитировано в «Gard. Chron.», 1846, стр. 771.

***** Kölreuter, «Vorläufige Nachricht», 1761, стр. 9. Gärtner, «Beitrage zur Kenntniss» и т. д., стр. 346.

вполне заслуживает внимания.* Это лучше всего проявляется в невозможности во многих случаях вырастить две разновидности одного и того же вида в чистоте, если они растут совсем близко друг от друга, но к этому вопросу я вскоре вернусь; равным образом, это проявляется в многочисленных случаях нахождения гибридов, возникших спонтанно как в садах, так и в условиях природы. Что касается того расстояния, с которого часто приносится пыльца, то никто из имевших опыт в этом отношении не будет ожидать, что он получит чистосортные семена капусты, если на расстоянии двухсот или трехсот ярдов росло растение другой разновидности. Точный наблюдатель, покойный м-р Мастерс из Кентербери, заверил меня, что однажды весь его запас семян был «серьезно засорен фиолетовыми гибридами» из-за нескольких растений фиолетовой капусты, которая цвела в саду одного крестьянина в расстоянии полумили; ни одно растение этой разновидности не росло на более близком расстоянии. ** Но наиболее удивительным из приведенных в литературе случаев является случай, сообщенный г-ном Годроном,*** который на основании характера полученных гибридов показал, что *Primula grandiflora* должна была опыляться пыльцой, принесенной пчелами от *P. officinalis*, росшей на расстоянии свыше двух километров, или, примерно, на расстоянии около одной с четвертью английской мили.

Все уделявшие в течение долгого времени внимание гибридизации настаивают в самой категорической форме на той легкости, с которой кастрированные цветки подвергаются опылению пыльцой, принесенной с находящихся на большом расстоянии растений того же самого вида.**** Следующий случай показывает это самым ясным образом. Гертнер, прежде чем он приобрел большой опыт, кастрировал и опылил 520 цветков на различных видах пыльцой от других родов или других видов, но оставил их незащищенными, потому что,

* Опыт, проведенный Кёльрейтером (K ö l r e u t e r, «Fortsetzung» и т. д., 1763, стр. 69), доставляет хорошие доказательства по этому вопросу. *Hibiscus vesicarius* является в сильной степени дихогамным, так как его пыльца высыпается до созревания рылец. Кёльрейтер отметил 310 цветков и каждый день наносил пыльцу с других цветков на их рыльца, так что они были хорошо опылены. Он оставил то же число других цветков для опыления насекомыми. Впоследствии он подсчитал семена обеих групп: цветки, которые он опылил с такой изумительной тщательностью, образовали 11 237 семян, тогда как цветки, оставленные для опыления насекомыми, образовали 10 886 семян, т. е. число, меньшее лишь на 351; то, что последнее число несколько уступало первому, вполне объясняется тем, что насекомые не работали в течение нескольких дней, когда была холодная погода с непрерывным дождем.

** М-р В. К. Маршалл поймал не менее семи экземпляров ночной бабочки (*Cucullia umbratica*) с поллиниями орхидеи (*Habenaria chlorantha*), прилипшими к их глазам и, следовательно, находившимися в положении, удобном для опыления цветков этого вида, на одном острове в Деруентуотере на расстоянии полумили от места, где могло расти это растение: M a r s h a l l, «Nature», 1872, стр. 393.

*** G o d r o n, «Revue des Sc. Nat.», 1875, стр. 331.

**** См., например, замечания Герберта (H e r b e r t), «Amaryllidaceae», 1837, стр. 349, а также решительные высказывания Гертнера по этому вопросу: G ä r t n e r, «Bastarderzeugung», 1849, стр. 670, и «Kenntniss der Befruchtung», 1844, стр. 510, 573. См. равным образом Лекок (L e c o q), «De la Fécondation» etc., 1845, стр. 27. В течение последних лет было опубликовано несколько сообщений о необыкновенной склонности гибридных растений возвращаться к своим родительским формам; но так как не было указано, каким образом цветки изолировались от насекомых, то можно подозревать, что они часто опылялись пыльцой, принесенной издалека от родительского вида.

как он говорит, он считал смешной ту мысль, что пыльца может быть перенесена от цветков того же самого вида, ни одно из растений которого не росло ближе чем на расстоянии 500—600 ярдов. * Результат был тот, что 289 из этих 520 цветков не дали семян вовсе, либо не дали прорастающих семян; семена из 29 цветков дали такие гибриды, каких можно было ожидать, исходя из природы употреблявшейся пыльцы; наконец, семена от остальных 202 цветков образовали растения чисто родительского типа, что указывает на то, что эти цветки должны были быть опылены пыльцой, перенесенной насекомыми с расстояния от 500 до 600 ярдов.** Конечно, возможно, что некоторые из этих 202 цветков могли быть опылены пыльцой, случайно оставленной в них при кастрации; но для того, чтобы показать, насколько это невероятно, я должен добавить, что Гертнер в течение ближайших восемнадцати лет прокастрировал не менее 8042 цветков и скрещивал их в закрытой комнате; семена лишь от семидесяти этих цветков, т. е. значительно менее одного процента, дали чистое, т. е. негибридное потомство. ***

Из различных приведенных сейчас фактов явствует, что большинство цветков превосходным образом приспособлено к перекрестному опылению. Тем не менее, большее число [цветков] равным образом обнаруживает структурные особенности, которые явно приспособлены, хотя и не столь поразительным образом, к самоопылению. Главною из этих особенностей является их гермафродитное состояние, т. е. то, что эти цветки заключают в одном и том же венчике как мужские, так и женские органы размножения. Часто они расположены в тесной близости друг от друга и созревают в одно и то же время; таким образом, пыльца от того же самого цветка не может не попасть в надлежащий момент на рыльце. Имеются также различные мелкие особенности строения, приспособленные для самоопыления.**** Такие особенности структуры лучше всего видны в тех любопытных открытых Г. Мюллером случаях, где вид существует в двух формах — одной, дающей заметные цветки, приспособленные к перекрестному опылению, и другой, имеющей более мелкие цветки, приспособленные к самоопылению, многие части которых слегка видоизменены для этой специальной цели. *****

Так как во многих случаях должны быть достигнуты две цели, во многих отношениях противоположные друг другу, именно перекрестное опыление и самоопыление, то мы можем понять одновременное существование у такого большого числа цветков структур, которые представляются на первый взгляд ненужно сложными и противоположными по природе. Мы можем, таким образом, понять большое различие в строении между клейстогамными цветками,

* Gärtner, «Kenntniss der Befruchtung», стр. 539, 550, 575, 576.

** Опыты Геншеля (цитировано у Gärtner, «Kenntniss» и т. д., стр. 574), которые не представляют ценности во всех других отношениях, равным образом показывают, в каких широких размерах цветы опыляются перекрестно насекомыми. Он кастрировал много цветков у тридцати семи видов, принадлежавших к двадцати двум родам, причем либо совсем не наносил пыльцы на их рыльца, либо наносил пыльцу от других родов; однако все они дали семена, и все полученные от них сеянцы были, конечно, чисто [родительского типа].

*** Gärtner, «Kenntniss» и т. д., стр. 555, 576.

**** H. Müller, «Die Befruchtung» и т. д., стр. 448.

***** H. Müller, «Nature», 1873, стр. 44, 433.

которые приспособлены исключительно для самоопыления, и обыкновенными цветками того же самого растения, которые приспособлены к тому, чтобы, по крайней мере, изредка могло происходить перекрестное опыление. * Первые всегда мелки, вполне закрыты, их лепестки более или менее рудиментарны и никогда не окрашены ярко; они никогда не выделяют нектара, никогда не издают запаха, имеют очень небольшие пыльники, которые образуют лишь малое количество пыльцевых зерен, и рыльца их развиты слабо. Помня то, что некоторые цветки (названные Дельпино анемофильными) опыляются перекрестно ветром, а другие (названные энтомофильными) — насекомыми, мы можем, кроме того, понять, как было отмечено мной несколько лет тому назад,** большой контраст во внешнем виде этих двух групп цветков. Анемофильные цветки похожи во многих отношениях на клейстогамные цветки, но сильно отличаются тем, что они не закрыты, образуют необыкновенно большое количество пыльцы, которая никогда не слипается, и тем, что рыльце часто сильно развито или имеет перистое строение. Красотой и ароматом наших цветов и накоплением больших запасов меда мы, конечно, обязаны существованию насекомых.

О зависимости между строением и заметностью цветков; о посещении их насекомыми и преимуществах перекрестного опыления

Уже было показано, что не существует тесного соотношения между числом семян, образованных цветками в том случае, когда они скрещиваются, и в том, когда самоопыляются, и степенью, в которой потомство испытывает на себе действие этих двух процессов. Я привел также основания, позволяющие считать, что отсутствие функциональной способности у собственной пыльцы растения в большей части случаев является привходящим обстоятельством или что оно не было специально приобретено для предупреждения самоопыления. С другой стороны, едва ли может быть сомнение в том, что дихогамия, преобладающая, согласно Гильдебранду,*** у большего числа видов, гетеростильное состояние некоторых растений и многие механические структуры — все это было приобретено как для того, чтобы препятствовать самоопылению, так и для того, чтобы благоприятствовать перекрестному опылению. Средства, которые благоприятствуют перекрестному опылению, должны были быть приобретены раньше тех, которые предотвращают самоопыление,

* Фриц Мюллер (F. Müller, «Jenaische Zeitschr.», т. IV, стр. 451) открыл в мире животных случай, удивительно аналогичный случаю растений, дающих клейстогамные и совершенные цветки. Он нашел в гнездах термитов в Бразилии самцов и самок с несовершенными крыльями, которые не покидают гнезд и размножают вид клейстогамным способом, но лишь в том случае, если вполне развитая матка после роения не входит в старое гнездо. Вполне развитые самцы и самки имеют крылья, и особи из различных гнезд едва ли могут избегнуть частого скрещивания друг с другом. Во время роения они истребляются в громадном количестве множеством врагов, так что матка может часто не входить в старое гнездо, и тогда несовершенно развитые самцы и самки размножаются и поддерживают существование расы.

** «Journal of Linn. Soc.», т. VII, Bot. 1863, стр. 77. [У Дарвина опечатка: должно быть не 1863, а 1864 г. Речь идет об одной из статей, вошедших позднее в состав сочинения «Различные формы цветов». См. настоящее издание, том 7].

*** Hildebrand. «Die Gesclechter Verteilung» и т. д., стр. 32.

так как для растения было бы явно вредным, если бы его рыльце перестало получать свою собственную пыльцу, не будучи еще хорошо приспособленным для получения пыльцы от другой особи. Следует заметить, что многие растения все еще обладают большой способностью к самоопылению, хотя их цветки прекрасно приспособлены в своем строении к перекрестному опылению, например, цветки многих видов мотыльковых.

Можно считать почти несомненным, что некоторые структуры, такие, как узкий удлиненный нектарник или длиннотрубчатый венчик, развились для того, чтобы только определенные виды насекомых могли получать нектар. Эти насекомые найдут, таким образом, запас нектара, предохраненный от нападения других насекомых; это приведет к тому, что они будут часто посещать подобные цветки и переносить пыльцу с одного цветка на другой. * Быть может, можно было бы ожидать, что растения, имеющие столь своеобразно построенные цветки, получат бо̀льшую пользу от перекрестного опыления, чем обыкновенные или простые цветки; но этого, повидимому, не наблюдается. Так, *Tropaeolum minus* имеет длинный нектарник и неправильный венчик, тогда как *Limnanthes douglasii* имеет правильный цветок и не имеет настоящего нектарника; однако перекрестноопыленные сеянцы обоих видов относятся по высоте к самоопыленным, как 100 : 79. *Salvia coccinea* имеет неправильный венчик с любопытным аппаратом, с помощью которого насекомые опускают тычинки, тогда как цветки Ipomoea правильны; перекрестноопыленные сеянцы первой относятся по высоте к самоопыленным, как 100 : 76, тогда как у Ipomoea перекрестноопыленные сеянцы относятся по высоте к самоопыленным, как 100 : 77. Fagopyrum гетеростильна, а *Anagallis collina* гомостильна, и перекрестноопыленные сеянцы у обоих относятся по высоте к самоопыленным, как 100 : 69.

У всех европейских растений, за исключением сравнительно редких анемофильных видов, возможность перекрестного опыления между различными особями зависит от посещения насекомых, и Г. Мюллер доказал своими ценными наблюдениями, что крупные и заметные цветки посещаются намного чаще и значительно бо̀льшим числом видов насекомых, чем небольшие, незаметные цветки. Он замечает далее, что цветки, которые редко посещаются, должны быть способны к самоопылению, в противном случае они бы скоро вымерли.** Однако при решении этого вопроса легко может быть допущена некоторая ошибка вследствие того, что чрезвычайно трудно убедиться в том, что цветки, которые редко посещаются или никогда не посещаются в течение дня (как в приведенном выше случае с *Fumaria capreolata*), не посещаются мелкими ночными Lepidoptera, которые так многочисленны и относительно которых известно, что они в сильной степени привлекаются сахаром.*** Два списка, приведенные в начале настоящей главы, подтверждают

* См. интересное обсуждение этого вопроса у Г. Мюллера (H. Müller, «Die Befruchtung» etc., стр. 431).

** «Befruchtung» etc., стр. 426. «Nature», 1873, стр. 433.

*** В ответ на мой вопрос редактор одного энтомологического журнала пишет: «Depressariae, как известно каждому коллекционеру Noctuae, очень охотно летят на сахар и, несомненно, в природных условиях посещают цветы» («Entomologist's Weekly Intelligencer», 1860, стр. 103). [См. этот том, стр. 638].

заключение Мюллера о том, что мелкие и незаметные цветки вполне самофертильны, так как из 125 видов в двух списках лишь восемь или девять попадают в эту группу; все они оказались высоко фертильными в том случае, когда были устранены насекомые. Исключительно малозаметные цветки *Ophrys muscifera*, как я показал в другом месте, редко посещаются насекомыми; это представляет собой странный случай несовершенства, противоречащий упомянутому выше правилу в том отношении, что цветы эти не самофертильны, в результате чего большое относительное количество их не образует семян. Положение, обратное тому правилу, что растения, имеющие мелкие и незаметные цветки, самофертильны, — именно то, что растения с крупными и заметными цветками самостерильны, — далеко не верно, как можно видеть по нашему второму списку видов, самофертильных при самоопылении, так как этот список включает такие виды, как *Ipomoea purpurea*, *Adonis aestivalis*, *Verbascum thapsus*, *Pisum sativum*, *Lathyrus odoratus*, некоторые виды Papaver и Nymphaea и др.

Редкое посещение насекомыми мелких цветков не зависит в полной мере, от их незаметности, но зависит также и от отсутствия какого-либо достаточного средства привлечения, так как цветки *Trifolium arvense*, например, чрезвычайно малы, однако же непрестанно посещаются медоносными пчелами и шмелями, точно так же как и мелкие и невзрачные цветки спаржи. Цветки *Linaria cymbalaria* мелки и не особенно заметны; однако в надлежащее время они в широких размерах посещаются медоносными пчелами. Я должен добавить еще, что, согласно м-ру Беннету,* имеется другая и совершенно отличная группа растений, которые не могут много посещаться насекомыми, так как цветут исключительно, либо часто зимой; эти растения, повидимому, приспособились к самоопылению, так как их пыльца высыпается до распускания цветков.

Очень возможно, или даже почти наверно, что многие цветки сделались заметными для того, чтобы привлекать к себе насекомых; но можно задать вопрос, сделались ли другие цветки такими незаметными, что они не могут вследствие этого часто посещаться насекомыми, или же они просто сохранили первоначальное и примитивное состояние? Если бы растение сильно уменьшилось в своих размерах, то, вероятно, в такой же степени должны были бы уменьшиться и цветки, вследствие того, что их рост коррелятивно связан с ростом всего растения, и возможно, что таким образом объясняются некоторые случаи, но венчик, как я показал в другом месте («Different Forms of Flowers», 1877, стр. 143), точно так же может сильно уменьшаться в размерах под непосредственным действием неблагоприятного климата. Как величина, так и цвет венчика являются чрезвычайно изменчивыми признаками, и едва ли можно сомневаться в том, что если бы крупные и ярко окрашенные цветки были выгодны для какого-либо вида, то этот вид мог бы их приобрести путем естественного отбора в течение небольшого промежутка времени. Цветки мотыльковых явно построены в соотношении с посещением их насекомыми, и представляется маловероятным, если принять во внимание характерные особенности этой группы, что прародители родов Vicia

* Bennett, «Nature», 1869, стр. 11.

и Trifolium имели такие мелкие и непривлекательные цветки, какими являются цветки *V. hirsuta* и *T. procumbens*. Таким образом, мы принуждены сделать тот вывод, что некоторые растения либо не увеличили размеров своих цветков, либо действительно уменьшили их, целесообразно сделав их малозаметными, вследствие чего в настоящее время они лишь слабо посещаются насекомыми. Как в том, так и в другом случае они должны были также приобрести или сохранить высокую степень самофертильности.

Если бы по какой-либо причине для вида представлялось выгодным увеличить свою способность к самоопылению, то нетрудно было бы допустить, что это могло легко осуществиться, так как в течение моих немногочисленных опытов встретились три случая у растений, которые изменились таким образом, что они сделались более фертильными при опылении своею собственной пыльцой, чем это было первоначально; а именно, это наблюдалось у Mimulus, Ipomoea и Nicotiana. Нет также основания сомневаться в том, что многие виды растений способны при благоприятных условиях размножаться на протяжении очень большого числа поколений путем самоопыления. Это наблюдается у разновидностей *Pisum sativum* и *Lathyrus odoratus*, которые культивируются в Англии, у *Ophrys apifera* и у некоторых других растений в естественных условиях. Тем не менее, бóльшая часть этих растений или даже все они сохраняют в действенном состоянии структуры, которые не могут пригодиться ни для чего другого, как только для перекрестного опыления. Мы видели также факты, дающие основание подозревать, что самоопыление является каким-то особым образом выгодным для определенных растений; но если это и действительно так, то, во всяком случае, проистекающая отсюда выгода не только уравновешивается, но и в очень значительной степени превышается пользой, приносимой скрещиванием со свежей линией или с несколько отличающейся разновидностью.

Несмотря на некоторые только что приведенные соображения, мне представляется весьма невероятным, чтобы растения, имеющие небольшие и незаметные цветы, подвергались или могли бы продолжать подвергаться самоопылению на протяжении длинного ряда поколений. Я думаю так не на основании того вреда, который явно проистекает от самоопыления во многих случаях даже в первом поколении, например, у *Viola tricolor*, Sarothamnus, Nemophila, Cyclamen и др.; я думаю так и не на основании вероятности того, что вред увеличивается после нескольких поколений, так как по этому последнему вопросу я не имею достаточных доказательств из-за способа, каким проводились мои опыты. Но если бы растения, имеющие мелкие и незаметные цветки, изредка не скрещивались между собою и не получали пользы от этого процесса, то все их цветки сделались бы, вероятно, клейстогамными, так как они получили бы от этого большую выгоду, поскольку в этом случае им было бы необходимо производить лишь небольшое количество надежно защищенной пыльцы. К этому заключению меня привела та частота, с которой растения, принадлежащие к различным отрядам, становились клейстогамными. Но я не слышал ни об одном случае, где бы вид сделался постоянно клейстогамным в отношении всех своих цветков. Leersia больше всего приближается к этому состоянию; но,

как уже указывалось, относительно нее было установлено, что в одной части Германии она образует совершенные цветки. Некоторые другие растения клейстогамной группы, например, Aspicarpa, в течение многих лет не образовывали совершенных цветков в теплице; но отсюда не следует, что они не будут образовывать их у себя на родине; это относится в равной мере и к Vandellia и Viola, которые в течение определенных лет образовывали у меня исключительно клейстогамные цветки.* Растения, принадлежащие к этой группе, обычно образуют каждый год цветки того и другого рода; и совершенные цветки *Viola canina* дают прекрасные коробочки, но лишь в том случае, когда посещаются пчелами. Мы видели также, что сеянцы *Ononis minutissima*, полученные от совершенных цветков, опыленных пыльцой от другого растения, были лучше, чем сеянцы от самоопыленных цветков; то же самое в известной степени наблюдалось и у Vandellia. Так как, следовательно, ни один вид, который одно время производил совершенные, хоть и мелкие и незаметные цветки, не превратил все свои цветки в клейстогамные, то я должен считать, что растения, имеющие в настоящее время мелкие и незаметные цветки, получают пользу от того, что последние продолжают оставаться открытыми; это дает им возможность изредка опыляться между собой перекрестно при помощи насекомых. Одним из наибольших упущений в моей работе было то, что я не экспериментировал с такими цветками из-за трудностей, связанных с их опылением, и вследствие того, что я не представлял себе важности этого вопроса.**

Следует вспомнить, что в двух из случаев, в которых среди моих подопытных растений появились высоко самофертильные разновидности, именно у Mimulus и у Nicotiana, на такие разновидности оказывало очень сильное благоприятное действие скрещивание со свежей линией или со слегка отличающейся разновидностью; то же наблюдалось у культурных сортов *Pisum sativum* и *Lathyrus odoratus*, которые размножались в течение долгого времени путем самоопыления. Следовательно, пока не будет точно доказано обратное, я должен считать, что, как общее правило, мелкие и незаметные цветки изредка перекрестно опыляются между собой насекомыми, и что если, после долго продолжавшегося самоопыления, они опыляются пыльцой, принесенной от растения, росшего

* Эти случаи приведены в VIII главе моей книги «Different forms of flowers» [том 7 настоящего издания].

** Некоторые из видов Solanum были бы хорошим объектом для таких опытов, потому что, как говорит Г. Мюллер (H. Müller, «Befruchtung», стр. 434), они являются непривлекательными для насекомых, так как не выделяют нектара, не образуют большого количества пыльцы и не отличаются большой заметностью. В этом, вероятно, лежит причина того, что, согласно Верло (Verlot, «Production des Variétés», 1865, стр. 72), сорта баклажанов и томатов (виды Solanum) не скрещиваются между собой в том случае, когда они культивируются рядом друг с другом, но следует вспомнить, что эти виды не являются эндемичными. С другой стороны, цветы обыкновенного картофеля (*S. tuberosum*), хотя они и не выделяют нектара (Kurr, «Bedeutung der Nektarien», 1833, стр. 40), нельзя считать незаметными, и они иногда посещаются Diptera (Müller) и, по моим наблюдениям, шмелями. Тинцман (цитировано по «Gardeners' Chronicle», 1846, стр. 183) нашел, что некоторые из сортов не завязывали семян при опылении пыльцой от того же самого сорта, но были фертильны при опылении пыльцой от другого сорта.

в несколько отличающихся условиях, или происшедшего от растения, росшего при подобных условиях, то их потомство получит от этого большую пользу. При современном уровне наших знаний нельзя считать, что продолжающееся на протяжении многих следующих друг за другом поколений самоопыление всегда представляет наиболее выгодный способ размножения.

Способы, которые благоприятствуют опылению цветков пыльцой от другого растения или обеспечивают его. — Мы видели в четырех случаях, что сеянцы, полученные от скрещивания между цветками на одном и том же растении, или даже от растений, которые кажутся различными вследствие того, что они были размножены столонами или черенками, не обнаруживали превосходства над сеянцами, полученными из самоопыленных цветков; а в пятом случае (Digitalis) они превосходили их лишь в незначительной степени. Поэтому мы могли бы ожидать, что у растений, произрастающих в естественных условиях, должно обычно или часто осуществляться какими-либо способами скрещивание между цветками на различных особях, а не просто между цветками на одном и том же растении. Тот факт, что пчелы и некоторые Diptera посещают цветки одного и того же вида так долго, как только они могут, вместо того, чтобы без разбора посещать различные виды, способствует скрещиванию между собой различных растений. С другой стороны, насекомые обычно обыскивают большое число цветков на одном и том же растении, прежде чем перелетают к другому, и это находится в противоречии с перекрестным опылением. Необыкновенно большое число цветков, которое пчелы способны обыскать за очень короткий промежуток времени, как будет показано в следующей главе, увеличивает вероятность перекрестного опыления, — так же как и тот факт, что пчелы, не проникнув в цветок, не способны установить, не израсходован ли нектар другими пчелами. Например, Г. Мюллер нашел,* что четыре пятых цветков *Lamium album*, посещенных шмелем, были уже лишены своего нектара. Для того чтобы различные растения скрестились между собой, совершенно необходимо, конечно, чтобы две особи или большее их число росли поблизости друг от друга; обычно это так и бывает. Так, А. де-Кандоль замечает, что при подъеме в гору особи одного и того же вида обычно на верхней границе своего распространения исчезают не постепенно, но скорее внезапно. Этот факт едва ли может быть объяснен природой условий, поскольку последние изменяются незаметным образом, а вероятно, главным образом, зависит от того, что при поднятии в гору сильные сеянцы получаются лишь до той высоты, где имеют возможность существовать совместно многие особи.

Что касается двудомных растений, то здесь друг друга должны всегда опылять различные особи. У однодомных растений, так как здесь пыльца должна переноситься с цветка на цветок, всегда будет большая вероятность того, что она будет переноситься с растения на растение. Дельпино наблюдал также ** тот любопытный факт, что некоторые особи однодомного грецкого ореха (*Juglans regia*)

* H. Müller, «Die Befruchtung» etc., стр. 311.
** Delpino, «Ult. Osservazioni» etc., part. II, fasc. II, стр. 337.

протерандричны, а другие — протерогиничны, и они должны взаимно опылять друг друга. Так же обстоит дело и у лещины (*Corylus avellana*) * и, что еще более удивительно, у некоторых немногочисленных гермафродитных растений, как это было отмечено Г. Мюллером.** Последние растения, несомненно, действуют друг на друга подобно тому, как действуют друг на друга растения у диморфных и триморфных гетеростильных видов, у которых для полной нормальной плодовитости необходимо соединение двух особей. У обыкновенных гермафродитных видов одновременное распускание лишь небольшого числа цветков является одним из наиболее простых способов, благоприятствующих скрещиванию между собою разных особей; но это обстоятельство должно было бы сделать растения менее заметными для насекомых, если только цветки не имеют крупных размеров, как это наблюдается у многих луковичных растений. Кернер думает,*** что именно ради этой цели австралийская *Villarsia parnassifolia* образует ежедневно всего один цветок. М-р Чизмен также замечает,**** что ввиду того, что некоторые орхидеи в Новой Зеландии, нуждающиеся для своего опыления в помощи насекомых, дают всего один цветок, разные растения не могут избежать перекрестного опыления между собою. Так обстоит дело у американских видов Drosera ***** и, как я слышал от профессора Каспари, у водяных лилий.

Дихогамия, которая столь широко преобладает в растительном мире, сильно увеличивает вероятность скрещивания между собою различных особей. У протерандричных растений, которые встречаются значительно чаще, чем растения протерогиничные, молодые цветки являются исключительно мужскими по своей функции, а более старые исключительно женскими; так как пчелы обычно садятся на нижнюю часть колосовидных соцветий для того, чтобы ползти кверху, то они обсыпаются пыльцой самых верхних цветков, которую они переносят на рыльца нижних, более старых цветков следующего соцветия, которое они посещают. Размеры, в которых разные растения будут при этом опылены перекрестно, зависят от числа соцветий, находящихся одновременно в полном цвету на одном и том же растении. У протерогиничных цветков и у растений, имеющих повисающие кисти, для того, чтобы различные растения могли быть опылены между собой перекрестно, порядок посещения насекомыми цветков должен быть обратным. Но весь этот вопрос требует дальнейшего исследования, так как большое значение скрещиваний между разными особями, по сравнению со скрещиваниями лишь между разными цветками на том же самом растении, до сих пор почти не было осознано.

В некоторых немногочисленных случаях специальные движения некоторых органов почти обеспечивают перенос пыльцы от растений к растению. Так, у многих орхидей пыльцевые массы, будучи прикреплены к голове или хоботку насекомого, не принимают надле-

* H. Müller, «Nature», 1875, стр. 26.
** H. Müller, «Die Befruchtung» etc., стр. 285, 339.
*** Kerner, «Die Schutzmittel» etc., стр. 23.
**** Cheeseman, «Transact. New Zealand Institute», т. V, 1873, стр. 356.
***** Asa Gray в критическом разборе этой работы в «American Journal of Science», том XIII, февраль 1877, стр. 135.

жащего положения для того, чтобы притти в соприкосновение с рыльцем, пока не пройдет промежуток времени, вполне достаточный для того, чтобы насекомое перелетело на другое растение. У *Spiranthes autumnalis* пыльцевые массы не могут быть нанесены на рыльце до тех пор, пока губа и клювик не отодвинутся друг от друга, а это движение происходит очень медленно.* У *Posoqueria fragrans* (из семейства Rubiaceae) та же цель достигается движением специально устроенных тычинок, как это описано Фрицем Мюллером.

Теперь мы перейдем к значительно более общим и, следовательно, более важным способам, с помощью которых осуществляется взаимное опыление между разными растениями, именно к большей оплодотворяющей силе пыльцы от другой разновидности или особи, по сравнению с оплодотворяющей силой собственной пыльцы растения. Наиболее простым и лучше всего известным случаем более сильного действия пыльцы, — хотя это и не имеет прямого отношения к разбираемому вопросу, — является бо̀льшая сила собственной пыльцы растения, по сравнению с силой действия пыльцы от другого вида. Если пыльцу от другого вида нанести на рыльце кастрированного цветка, а затем, через промежуток времени в несколько часов, нанести на рыльце пыльцу от того же самого вида, то действие первой пыльцы вполне уничтожается, за исключением некоторых редких случаев. Если с двумя разновидностями поступить точно так же, то результат будет аналогичен, хотя и прямо противоположен по своей природе, так как пыльца от какой-либо другой разновидности часто или же всегда имеет более сильное действие, по сравнению с пыльцой из того же самого цветка. Приведу несколько примеров. Пыльца *Mimulus luteus*, как правило, падает на рыльце своего собственного цветка, так как растение высоко фертильно в том случае, когда устранены насекомые. Несколько цветков в высшей степени константной беловатой разновидности были без кастрации опылены пыльцой желтоватой разновидности; из полученных таким образом двадцати восьми сеянцев каждый образовал желтоватые цветки; таким образом, пыльца желтой разновидности вполне подавляла пыльцу материнского растения. Далее, *Iberis umbellata* самофертильна в естественных условиях, и я видел на рыльцах обильное количество пыльцы от ее собственных цветков; тем не менее, из тридцати сеянцев, полученных от некастрированных цветков малиновой разновидности, опыленных пыльцой розовой разновидности, двадцать четыре образовали розовые цветки, сходные с цветками мужского, т. е. образующего пыльцу, родителя.

В этих двух случаях цветки опылялись пыльцой от другой разновидности, и по характеру потомства выявилось, что эта пыльца оказывает более сильное действие. Приблизительно сходные результаты часто получаются в том случае, когда двум или нескольким самофертильным разновидностям дана возможность расти поблизости друг от друга и когда они посещаются насекомыми. Обыкновенная капуста образует большое число цветков на одном и том же стебле, и когда устранены насекомые, цветки завязывают много стручков, не очень

* «The Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are fertilised», 1-е изд., стр. 128; 2-е изд., 1877, стр. 110. [См. этот том, стр. 146].

изобилующих семенами. Я посадил белую кольраби, фиолетовую кольраби, портсмутскую брокколи, брюссельскую капусту и сахарную кочанную капусту поблизости друг от друга и оставил их непокрытыми. Семена, собранные с каждого сорта, были высеяны на отдельных грядках, и большинство сеянцев на всех пяти грядках представляло собой самые сложные помеси, причем одни были больше похожи на одну разновидность, а другие — на другую. Действие кольраби особенно ясно проявилось в расширенных стеблях многих из сеянцев. Всего было выращено 233 растения, из которых 155 самым явным образом представляли собой помеси, а из остальных 78 растений не было и половины совершенно чистых. Я повторил опыт, посадив поблизости друг от друга две разновидности капусты с фиолетово-зелеными и бело-зелеными рассеченными листьями; из 325 сеянцев, полученных от фиолетово-зеленой разновидности, 165 имели бело-зеленые и 160 фиолетово-зеленые листья. Из 466 сеянцев, полученных от бело-зеленой разновидности, 220 имели фиолетово-зеленые и 246 бело-зеленые листья. Эти случаи показывают, в какой значительной мере у капусты пыльца соседней разновидности уничтожает действие собственной пыльцы растения. Мы должны помнить, что пыльца должна переноситься пчелами в значительно большем количестве с цветка на цветок на одном и том же большом ветвистом стебле, чем с растения на растение; а у растений, цветки которых до некоторой степени дихогамны, цветки на одном и том же стебле должны быть различного возраста, и, таким образом, должны были бы быть способны к взаимному опылению в такой же мере, как и цветки на разных растениях, если бы пыльца от другой разновидности не обладала более сильным действием.*

Многие сорта редьки (*Raphanus sativus*), умеренно самофертильной в том случае, когда устранены насекомые, цвели одновременно в моем саду. С одного из них были собраны семена, и из двадцати двух сеянцев, полученных таким путем, лишь двенадцать остались верными своему типу.**

Лук образует большое число цветков, скученных в большую круглую головку, причем каждый цветок имеет шесть тычинок; таким образом, рыльца получают в изобилии пыльцу от своих собственных пыльников и из пыльников соседних цветков. Поэтому растение вполне самофертильно в том случае, когда оно защищено от насекомых. Кровянокрасный, серебряный, круглый и испанский лук были посажены поблизости друг от друга; от каждого сорта были выращены сеянцы на четырех отдельных грядках. На всех грядках были многочисленные помеси различных сортов, за исключением десяти сеянцев кровянокрасного лука, среди которых было только две помеси. Всего было выращено сорок шесть сеянцев, из которых тридцать один, несомненно, происходил от скрещивания.

Известно, что сходные результаты получаются у сортов многих других растений в том случае, когда им дается возможность цвести

* Один автор в «Gardeners' Chronicle» (1855, стр. 730) говорит, что он посадил грядку турнепса (*Brassica rapa*) и репы (*B. napus*) поблизости друг от друга и посеял семена первого. Результат был тот, что почти ни один сеянец не остался верен своему типу, а многие сильно походили на репу.

** Дюамель (цитировано по Годрону: Godron, «De l'Espèce», т. II, стр. 50) делает такое же указание в отношении этого растения.

поблизости друг от друга. Я имею здесь в виду только виды, способные к самоопылению, так как, если бы этого не было, то они, конечно, должны были бы по необходимости скреститься с любым другим растущим поблизости сортом. Садоводы обычно не делают различия между действием изменчивости и действием скрещивания; но я накопил факты, свидетельствующие об естественном скрещивании сортов тюльпана, гиацинта, анемоны, лютика, земляники, *Leptosiphon androsaceus*, апельсина, рододендрона и ревеня; все эти растения я считаю самофертильными.* Можно было бы привести много других косвенных доказательств относительно размеров, в которых разновидности одного и того же вида скрещиваются между собою естественным путем.

Садоводы, выращивающие семена на продажу, вынуждены путем приобретенного дорогой ценой опыта принимать чрезвычайные предосторожности против перекрестного опыления. Так, гг. Шарп «имели землю для выращивания семян не менее, чем в восьми приходах». Один факт, что большое число растений, принадлежащих к одному и тому же сорту, выращивается вместе, является значительной защитой, так как в этом случае имеется много шансов в пользу того, что растения одного и того же сорта будут опыляться перекрестно между собой. По этой причине, главным образом, некоторые селения прославились чистыми семенами особенных сортов**. Мной было поставлено только два опыта для того, чтобы установить, через какой промежуток времени пыльца другой разновидности более или менее полно уничтожит действие собственной пыльцы растения. Рыльца в двух недавно распустившихся цветках у сорта капусты, называемого Ragged Jack, были обильно покрыты пыльцой того же самого растения. Через промежуток времени в двадцать три часа на оба рыльца была помещена пыльца сорта Early Barnes Cabbage, росшего в отдалении; а так как растение было оставлено незащищенным, то на те же самые рыльца в течение следующих двух или трех дней, несомненно, должна была быть перенесена пчелами пыльца из других цветков сорта Ragged Jack. При этих обстоятельствах казалось весьма невероятным, чтобы пыльца сорта Barnes Cabbage оказала какое-либо действие; но из пятнадцати растений, выращенных из полученных таким образом стручков, три были, несомненно,

* В отношении тюльпанов и некоторых других цветов см. Godron, «De l'Espèce», т. I, стр. 252. Об анемонах — «Gard. Chron.», 1859, стр. 98. О земляниках см. Herbert в «Transact. of Hort. Soc.», т. IV, стр. 17. Тот же наблюдатель в другом месте говорит о скрещивании рододендронов в естественных условиях. Галлезио делает те же указания в отношении апельсинов. Я сам установил, что у обыкновенного ревеня скрещивания происходят в широком размере. О Leptosiphon см. Verlot, «Des Variétés», 1865, стр. 20. Я не включил в свой список гвоздику, Nemophila или Antirrhinum, сорта которых, как известно, скрещиваются легко, так как эти растения не всегда самофертильны. Мне ничего не известно относительно самофертильности Trollius (Lecoq, «De la Fécondation», 1862, стр. 93), Mahonia и Crinum — родов, виды которых широко скрещиваются между собой.

Что касается Mahonia, то в настоящее время в Англии едва ли можно достать чистые образцы *M. aquifolium* или *repens*, а различные виды Crinum, посланные Гербертом (Herbert, «Amaryllidaceae», стр. 32) в Калькутту, скрещивались там так легко, что чистые семена не могли быть сохранены.

** Относительно гг. Шарп см. «Gardeners' Chronicle», 1856, стр. 823. Lindley's Theory of Horticulture, стр. 319.

гибридного происхождения; и у меня не было сомнения в том, что двенадцать остальных растений были оплодотворены чужой пыльцой, так как они росли гораздо сильнее, чем посаженные одновременно при тех же самых условиях самоопыленные сеянцы сорта Ragged Jack. Во-вторых, я нанес на несколько рылец длинностолбчатого первоцвета (*Primula veris*) большое количество пыльцы от того же самого растения и через двадцать четыре часа прибавил некоторое количество пыльцы короткостолбчатого темнокрасного Polyanthus, который является разновидностью первоцвета. От цветков, опыленных таким образом, было получено тридцать сеянцев, и все они без исключения образовали красноватые цветки; таким образом, действие собственной пыльцы растения, хотя она и была нанесена на двадцать четыре часа раньше, было совершенно уничтожено действием пыльцы красной разновидности. Следует, однако, заметить, что эти растения гетеростильны и что второе скрещивание было легитимным, тогда как первое было иллегитимным; но цветки, опыленные иллегитимно своею собственной пыльцой, дают незначительное количество семян.

До сих пор мы рассматривали только бо́льшую оплодотворяющую силу пыльцы другой разновидности, по сравнению с оплодотворяющей силой собственной пыльцы растения, которая проявляется в том случае, когда оба рода пыльцы наносятся на одно и то же рыльце.

Гораздо более замечателен тот факт, что пыльца другой особи того же самого сорта имеет бо́льшую силу по сравнению с собственной пыльцой растения, как на это указывает превосходство сеянцев, полученных от подобного рода скрещивания, над сеянцами, полученными из самоопыленных цветков. Так например, в таблицах А, В и С [см. выше] имеется, по крайней мере, пятнадцать видов, самофертильных при устранении насекомых; это указывает на то, что их рыльца должны получать свою собственную пыльцу; тем не менее, большинство сеянцев, которые были получены при опылении некастрированных цветков этих пятнадцати видов пыльцой от другого растения, сильно превосходили по высоте, весу и плодовитости самоопыленное потомство.* Например, у *Ipomoea purpurea* каждое перекрестноопыленное растение вплоть до шестого поколения превышало по высоте соответствующее ему самоопыленное растение противоположной стороны; до четвертого поколения так же дело обстояло и у *Mimulus luteus*. В шести парах перекрестноопыленных и самоопыленных растений капусты каждое перекрестноопыленное растение было тяжелее каждого из самоопыленных. У *Papaver vagum* из пятнадцати пар все перекрестноопыленные растения, за исключением двух, были выше, чем соответствующие им самоопыленные растения противоположной стороны. Из восьми пар *Lupinus luteus* все перекрестноопыленные растения, за исключением двух, были выше; из восьми пар *Beta vulgaris* все, за исключением одного, и из пятнадцати пар *Zea mays* все перекрестноопыленные растения, за исключением двух, были выше. Из пятнадцати пар *Limnanthes*

* В число этих пятнадцати видов входят *Brassica oleracea*, *Reseda odorata* и *lutea*, *Limnanthes douglasii*, *Papaver vagum*, *Viscaria oculata*, *Beta vulgaris*, *Lupinus luteus*, *Ipomoea purpurea*, *Mimulus luteus*, *Calceolaria*, *Verbascum thapsus*, *Vandellia nummularifolia*, *Lactuca sativa* и *Zea mays*.

douglasii и из семи пар *Lactuca sativa* каждое перекрестноопыленное растение было выше, чем соответствующее ему самоопыленное растение противоположной стороны. Следует также заметить, что в этих опытах не уделялось особого внимания тому, чтобы опылить цветки перекрестно непосредственно после их распускания; поэтому почти не подлежит сомнению, что во многих из этих случаев некоторое количество пыльцы из того же самого цветка уже попало на рыльце и оказало на него действие.

Едва ли можно сомневаться в том, что некоторые другие виды, сверх упомянутых выше пятнадцати, у которых перекрестноопыленные сеянцы являются более мощными, чем самоопыленные, как это видно из таблиц А, В и С, должны были получить свою собственную пыльцу и пыльцу другого растения почти в одно и то же время; а если это так, то к ним приложимы замечания, подобные тем, которые только что были сделаны. Едва ли какой-либо из результатов моих опытов удивил меня так сильно, как результат, показавший бо̀льшую силу действия пыльцы другой особи по сравнению с собственной пыльцой каждого растения, как это явствует из большей конституциональной мощности перекрестноопыленных сеянцев. Вывод о большей силе действия [препотенции] пыльцы сделан на основании сравнительной силы роста двух групп сеянцев; но нередко мы имеем подобные же доказательства в факте гораздо более высокой плодовитости некастрированных цветков на материнском растении в том случае, когда они получали одновременно свою собственную пыльцу и пыльцу другого растения, по сравнению с плодовитостью цветков, которые получали лишь свою собственную пыльцу.

На основании приведенных уже разнообразных фактов естественного перекрестного опыления между собой разновидностей, растущих поблизости друг от друга, и на основании действия, оказываемого перекрестным опылением на цветки, которые являются самофертильными и не были кастрированы, мы можем сделать заключение, что пыльца, перенесенная насекомыми или ветром с другого растения, должна обычно предотвращать действие пыльцы из того же самого цветка даже и в том случае, когда собственная пыльца была нанесена несколько раньше чужой; этим путем перекрестное опыление растений в природных условиях будет сильно облегчено или обеспечено.

Тот случай, когда большое дерево бывает покрыто огромным количеством обоеполых цветков, на первый взгляд резко противоречит мнению о частоте перекрестных опылений между различными особями. Цветки, расположенные на противоположных сторонах такого дерева, должны были подвергаться действию несколько различных условий, и возможно, что перекрестное опыление между ними может в известной степени оказывать благоприятное действие; но невероятно, чтобы оно, хотя бы в приблизительной степени, оказывало такое же благоприятное действие, как и перекрестное опыление между цветками на различных деревьях, как мы можем заключить об этом на основании отсутствия способности оказывать подобное действие у пыльцы, взятой от растений, которые были размножены от одного и того же ствола, хотя и растут на отдельных корнях. Число пчел, которые посещают некоторые породы деревьев, когда они находятся в полном цвету, очень велико; и можно наблюдать

что они летают от дерева к дереву чаще, чем этого можно было ожидать. Тем не менее, если мы примем во внимание, как многочисленны цветки на большом дереве, то должны будем притти к выводу, что несравненно большее число цветков должно быть опылено пыльцой, принесенной от других цветков того же самого дерева, чем от цветков другого дерева. Но мы должны помнить, что у большого числа видов лишь небольшое число цветков на одном и том же цветоносе образует семя и что эти семена являются часто результатом развития всего одной из нескольких семяпочек, находящихся в одной и той же завязи. В настоящее время из опытов Герберта и других авторов * мы знаем, что если один цветок опылен пыльцой, которая более деятельна, чем пыльца, нанесенная на остальные цветки, находящиеся на том же цветоносе, то последние часто опадают, и возможно, что это случилось бы со многими из самоопыленных цветков на большом дереве, если бы другие и соседние цветки на том же соцветии были опылены перекрестно. Почти несомненно, что из цветков, ежегодно образуемых большим деревом, большое число цветков самоопыляется; если мы примем, что дерево образовало только 500 цветков и что это число является необходимым для сохранения породы по той причине, что при этом выдерживает борьбу за существование и достигает зрелости хоть один сеянец, то в этом случае значительное количество сеянцев неизбежно должно происходить из семян, полученных в результате самоопыления. Но если бы дерево ежегодно образовывало 50 000 цветков, из числа которых самоопыленные цветки опадали бы, не принося семян, то в таком случае перекрестноопыленные цветки могли бы образовывать семена в количестве, достаточном для того, чтобы поддержать породу, и бо̀льшая часть сеянцев должна была бы отличаться мощностью, будучи продуктом перекрестного опыления между различными особями.

Таким образом, образование огромного числа цветков, помимо того, что оно служит для привлечения многочисленных насекомых и компенсации случайной гибели многих цветков от весенних заморозков или от других причин, должно представлять большую выгоду для вида; и когда весной мы видим наши плодовые деревья покрытыми белой пеленой цветов, хотя осенью образуется сравнительно небольшое количество плодов, мы не должны несправедливо обвинять природу в том, что она расточительно тратит материалы.

Анемофильные растения. — Природа и взаимоотношения растений, опыляемых ветром, были прекрасно рассмотрены Дельпино ** и Г. Мюллером; я уже сделал несколько замечаний относительно строения цветков анемофильных растений, сопоставив его со строе-

* «Variation under Domestication», гл. XVII, 2 изд., т. II, стр. 120. [См. настоящее издание, том 4].

** Delpino, «Ult. Osservazioni sulla Dicogamia», ч. II, т. I, 1870, и «Studi sopra un Lignaggio anemofilo» и т. д., 1871. H. Müller, «Die Befruchtung» и т. д., стр. 412, 442. Оба эти автора замечают, что растения, прежде чем они стали энтомофильными, должны были быть анемофильными. Г. Мюллер очень интересным образом обсуждает далее те постепенные шаги, посредством которых энтомофильные цветки стали медоносными и постепенно путем последовательных полезных изменений приобрели свое современное строение.

нием цветков энтомофильных видов. Имеются веские основания считать, что первыми растениями, которые появились на земле, были растения тайнобрачные; судя по тому, что происходит в настоящее время, мужские оплодотворяющие элементы либо должны были обладать способностью самостоятельно передвигаться к женским органам по воде или по влажной поверхности, или же переносились к ним течениями воды. Едва ли можно сомневаться в том, что некоторые из наиболее древних растений, например, папоротники, имели настоящие половые органы; а это показывает, как замечает Гильдебранд, * в какой ранний период произошло разделение полов. Как только растения стали явнобрачными и стали расти на суше, то для того, чтобы они могли перекрестно опыляться между собой, стало совершенно необходимым, чтобы мужской оплодотворяющий элемент переносился каким-либо способом через воздух; а ветер является наиболее простым способом переноса. Когда-то должен был существовать период, во время которого не было еще крылатых насекомых, и в это время растения не могли превратиться в энтомофильные. Даже в несколько более поздний период не существовало еще наиболее специализированных отрядов Hymenoptera, Lepidoptera и Diptera, которые в настоящее время, главным образом, участвуют в переносе пыльцы. Поэтому наиболее ранние известные нам наземные растения, именно Coniferae и Cycadeae, были, несомненно, анемофильными, подобно ныне существующим видам этих же групп. Следы этого прежнего состояния проявляются точно так же и в других анемофильных группах растений, так как последние в общем стоят более низко в [эволюционном] ряду, чем энтомофильные виды.

Не представляет большой трудности понять, каким образом анемофильное растение могло стать энтомофильным. Пыльца является питательным веществом, и насекомые должны были это вскоре обнаружить и начать употреблять ее в пищу; если некоторое количество ее прилипало к их телу, то она должна была переноситься из пыльников на рыльце того же самого цветка или с одного цветка на другой. Одним из главных свойств пыльцы анемофильных растений является ее неслипаемость; но пыльца в этом состоянии может приставать к мохнатому телу насекомого, как это мы наблюдаем у некоторых Leguminosae, Ericaceae и Melastomaceae. Однако мы имеем еще лучшие доказательства возможности указанного выше способа переноса пыльцы у некоторых растений, опыляющихся в настоящее время частично ветром, частично насекомыми. Обыкновенный ревень (*Rheum rhaponticum*) находится в промежуточном состоянии; я видел многих Diptera, сосавших его цветы и имевших большие количества прилипшей к их телу пыльцы, и все же пыльца у него настолько мало слипается, что если в солнечный день осторожно встряхнуть растение, то пыльца рассеивается в виде облачков, часть которых не может не попадать на крупные рыльца соседних цветков. Согласно Дельпино и Герману Мюллеру,** некоторые виды Plantago находятся в подобном же промежуточном состоянии.

* Hildebrand, «Die Geschlechter Verteilung», 1867, стр. 84—90.
** H. Müller, «Die Befruchtung» etc., стр. 342.

Несмотря на вероятность того, что первоначально пыльца являлась единственным средством привлечения насекомых, и хотя в настоящее время существует много растений, цветки которых посещаются исключительно насекомыми, поедающими пыльцу, тем не менее, громадное большинство цветков в качестве главного средства привлечения выделяет нектар. Много лет назад я предположил, что содержащее сахар вещество нектара первоначально выделялось * в качестве продукта отброса при химических изменениях, происходящих в соке, и что в тех случаях, когда этот продукт отброса случайно выделялся внутри покровов цветка, он начал использоваться для важной цели перекрестного опыления, причем количество его впоследствии сильно увеличилось, и он начал накапливаться различными путями. Этот взгляд становится вероятным, поскольку листья некоторых деревьев в известных климатических условиях без помощи каких-либо специальных железок выделяют жидкость, содержащую сахар, называемую часто медовой росой. Это наблюдается у листьев липы; несмотря на то, что некоторые авторы и оспаривали этот факт, весьма компетентный судья, д-р Максуелл Мастерс, сообщил мне, что после того, как он выслушал споры по этому вопросу в Обществе садоводства, у него не осталось больше сомнений на этот счет. Профессор Г. Гофман недавно (1876) описал случай, когда листья молодой камелии обильно выделяли секрет, причем возможность участия в этом случае тлей была исключена. Листья маннитового ясеня (*Fraxinus ornus*), так же как и его надрезанные стволы, сходным образом выделяют вещество, содержащее сахар. ** Согласно Тревиранусу, верхняя поверхность листьев *Carduus arctioides* также выделяет в жаркую погоду вещество, содержащее сахар. Можно было бы привести много аналогичных фактов. *** Однако имеется значительное число растений, которые несут небольшие железки **** на своих листьях, черешках, филлодиях, прилистниках, прицвет-

* Нектар рассматривался де-Кандолем и Дюналем в качестве продукта отброса, как указывает Мартинэ (Martinet) в «Annal. des Sc. Nat.», 1872, т. XIV, стр. 211.

** «Gard. Chron.», 1876, стр. 242.

*** Kurr, «Untersuchungen über die Bedeutung der Nektarien», 1833, стр. 115.

**** Большое число случаев приведено Дельпино (Delpino) в «Bulletino Entomologico», Anno VI, 1874. К этим случаям можно присоединить случаи, приведенные в моей настоящей работе, равно как и случаи выделения сахаристого вещества чашечкой двух видов ириса и прицветниками некоторых орхидей; см. Kurr, «Bedeutung der Nektarien», 1833, стр. 25, 28. Белт также сообщает (Belt, «Nicaragua», стр. 224) о сходной выделительной деятельности многих эпифитных орхидей и цветков Passiflora. М-р Роджерс наблюдал большое количество нектара, выделявшегося при основании цветоножек Vanilla. Линк говорит, что единственным известным ему примером гипопетального нектарника является нектарник, находящийся снаружи у основания цветков *Chironia decussata*: см. «Reports on Botany, Ray Society», 1846, стр. 355. Важное сообщение по этому вопросу недавно опубликовано Рейнке (Reinke, «Göttingen Nachrichten», 1873, стр. 825), который показал, что у многих растений верхушки зубчиков листьев в почках несут железки, выделяющие секрет, лишь в очень раннем возрасте, и имеют такое же морфологическое строение, как и настоящие железки, выделяющие нектар. Он указывает далее, что выделяющие нектар железки на черешках *Prunus avium* не развиты в очень раннем возрасте, однако на старых листьях теряют свежесть и вянут. Они гомологичны железкам на зубцах листовых пластинок этих же листьев, как на это указывает их строение и наличие переходных форм, так как самые нижние зубцы пластинок большей части листьев вместо смолы выделяют нектар.

никах или цветоножках, или же на наружной поверхности чашечки; эти железки выделяют мелкие капли сладкой жидкости, которая жадно разыскивается любящими сахар насекомыми, например, муравьями, медоносными пчелами и осами. У железок на прилистниках *Vicia sativa* выделение явно зависит от происходящих в соке изменений, наступающих вслед за ярким солнечным освещением; так как я неоднократно замечал, что как только солнце скрывалось за облаками, выделение прекращалось, и медоносные пчелы оставляли поле; но как только солнце проглядывало опять, пчелы снова возвращались к своему пиршеству.* Я наблюдал аналогичный факт при выделении настоящего нектара в цветках *Lobelia erinus*.[88]

Дельпино, однако, утверждает, что способность к выделению сладкой жидкости каким-либо органом, не относящимся к цветку, во всех без исключения случаях была специально приобретена с целью привлечения муравьев и ос, как защитников растения от его врагов. Но я никогда не видел какого-либо основания считать, что дело обстояло таким образом у трех видов, над которыми я производил наблюдения, а именно у *Prunus laurocerasus*, *Vicia sativa* и *V. faba*. Ни на одно растение в Англии не нападает такое малое количество всякого рода врагов, как на обыкновенный папоротник — орляк (*Pteris aquilina*), и, однако, как открыл мой сын Фрэнсис, большие железки у основания листьев этого папоротника выделяют большое количество сладковатой жидкости, но лишь в то время, пока они молоды; эта жидкость жадно высасывается бесчисленными муравьями, принадлежащими главным образом, к [роду] Myrmica; а названные муравьи, без сомнения, не служат здесь для защиты растения от врагов. Однако в южной Бразилии муравьи, привлекаемые к этому растению его секреторной деятельностью, защищают его, согласно Фрицу Мюллеру, ** от других пожирающих листья и наносящих большие повреждения муравьев; таким образом, если этот папоротник возник в тропической Южной Америке, то [его] секреторная способность могла быть приобретена для этой специальной цели. Дельпино доказывает, что выделяющие сахар железки никогда не следует рассматривать как только экскреторные, так как в последнем случае они присутствовали бы у всех видов. Но я не вижу большой убедительности в этом аргументе, так как листья некоторых растений выделяют сахар лишь во время определенного состояния погоды. На основании наблюдений Дельпино и в особенности наблюдений мистера Белта над *Acacia sphaerocephala* и над цветками Passiflora у меня нет ни малейшего сомнения в том, что в некоторых случаях выделение секрета служит для привлечения насекомых в качестве защитников растения и для этой специальной

* Я опубликовал краткую заметку об этом случае в «Gard. Chronicle», 1855, июля 21, стр. 487 [см. этот том, стр. 629], и после этого произвел дальнейшие наблюдения. Кроме медоносной пчелы, капли жидкости на прилистниках сосали еще один вид пчелы, бабочка, муравьи и два вида мух. Более крупные капли имели сладкий вкус. Медоносные пчелы ни разу даже не взглянули на цветы, открытые в это же самое время, тогда как два вида шмелей оставляли без внимания прилистники и посещали только цветы.

** См. в «Nature», июнь 1877, стр. 100, письмо моего сына Фрэнсиса с интересными выдержками из письма Фрица Мюллера.

цели могло получить очень сильное развитие. Упомянутая акация (*Acacia sphaerocephala*) образует, кроме того, в качестве добавочного средства привлечения муравьев небольшие тельца, содержащие много жира и протоплазмы; аналогичные тельца для той же самой цели образует и Cecropia, как это описал Фриц Мюллер.*

Выделение сладкой жидкости железками, расположенными вне цветка, редко используется растениями в качестве средства для перекрестного опыления с помощью насекомых; но это наблюдается у некоторых видов Euphorbia и на прицветниках Marcgraviaceae, как об этом сообщил мне покойный д-р Крюгер на основании наблюдения, произведенного им самим в Вест-Индии, и как с большой проницательностью пришел к этому же заключению Дельпино на основании относительного расположения отдельных частей в их цветке.** Мистер Фаррер также показал,*** что цветки Coronilla видоизменены таким любопытным образом, что пчелы могут опылять их в тот момент, когда они сосут жидкость, выделяемую наружной стороной чашечки. У одной из Malpighiaceae пчелы отгрызают железки на чашечке и, проделывая это, пачкают брюшко пыльцой, которую они переносят на другие цветки.**** Далее, на основании наблюдений достопочтенного В. А. Лейтона, представляется вероятным, что жидкость, в таком изобилии выделяемая железками филлодиев австралийской *Acacia magnifica*, расположенных близ цветков, имеет связь с их оплодотворением.*****

Количество продуцируемой анемофильными растениями пыльцы, равно как и то расстояние, на которое она часто переносится ветром, поразительно велики. М-р Хасселл нашел, как уже указывалось, что вес пыльцы, образуемой одним растением рогоза (Typha), равняется 144 гранам. Полные ведра пыльцы, главным образом, Coniferae и Gramineae, выметались с палубы кораблей вблизи берегов Северной Америки; м-р Райли наблюдал в Миссури, близ Сен-Луи, почву, покрытую пыльцой в такой степени, будто она была посыпана серой. Имелись серьезные основания считать, что эта пыльца была перенесена из сосновых лесов, находившихся, по меньшей мере, на

* Мистер Белт сделал в высшей степени интересное сообщение (B e l t, «The Naturalist in Nicaragua», 1874, стр. 218) о чрезвычайно важном значении муравьев, как защитников упомянутой Acacia. Относительно Cecropia см. «Nature», 1876, стр. 304. Мой сын Фрэнсис описал микроскопическое строение и развитие этих удивительных питательных телец в докладе, прочитанном в Линнеевском обществе: [F r. D a r w i n], «Journ. of Linn. Soc. Bot.», т. XV, стр. 398.

** D e l p i n o, «Ult. Osservaz. Dicogamia», 1868—69, стр. 188.

*** F a r r e r, «Nature», 1874, стр. 169.

**** Как это описано Фрицем Мюллером (F r. M ü l l e r) в «Nature», нояб. 1877, стр. 78.

***** «Annals and Mag. of Nat. Hist.», т. XVI, 1865, стр. 14. В моей работе «Опыление орхидей» и в статье, опубликованной впоследствии в «Annals and Mag. of Nat. History», было показано, что, хотя некоторые виды орхидей и имеют нектарник, но что последний на самом деле не выделяет нектара; было показано также, что насекомые проникают во внутренние стенки и сосут жидкость, содержащуюся в межклеточных пространствах. Я высказал далее предположение, что у некоторых других орхидей, не выделяющих нектара, насекомые прогрызают губу; это предположение позже оправдалось. Г. Мюллер и Дельпино в настоящее время показали, что некоторые другие растения имеют утолщенные лепестки, которые насекомые высасывают или грызут, тем самым способствуя опылению цветков. Все известные по этому вопросу факты собраны Дельпино (D e l p i n o) в его «Ult. Osserv.», ч. II, вып. II, 1875, стр. 59—63.

расстоянии 400 миль к югу. Кернер видел снежные поля на более высоких Альпах, подобным же образом усыпанные пыльцой; а м-р Блэкли обнаружил многочисленные пыльцевые зерна, приставшие в одном случае в количестве 1200 штук к липким пластинкам, поднятым с помощью змея на высоту от 500 до 1000 футов и затем открытым с помощью особого механизма. Замечательно то, что при этих опытах в атмосфере на больших высотах было в среднем в девятнадцать раз больше пыльцевых зерен, чем в более низких слоях.* Если принять во внимание эти факты, то не покажется столь удивительным, как это представляется сначала, что все или почти все рыльца анемофильных растений должны получать пыльцу, принесенную к ним чисто случайно ветром. В первую половину лета этим путем пыльцой обсыпаются все предметы; например, рассматривая с другой целью губы большого числа цветков *Ophrys muscifera* (которая редко посещается насекомыми), я нашел на всех них очень большое количество пыльцевых зерен других растений; эти зерна были уловлены бархатистой поверхностью губ.

Необыкновенно большое количество пыльцы у анемофильных растений и ее легкость, без сомнения, необходимы этим растениям, поскольку их пыльца должна обыкновенно переноситься на рыльца других цветов, находящихся часто на большом расстоянии, так как у большинства анемофильных растений, как мы скоро увидим, наблюдается разделение полов.[89] Опыление этих растений обыкновенно облегчается тем, что рыльца имеют большие размеры или перистое строение; у Coniferae, как показал Дельпино, оно облегчается тем, что голые семяпочки выделяют капли жидкости. Хотя число анемофильных видов невелико, как это отмечает только что упомянутый автор, число их особей, по сравнению с числом особей энтомофильных видов, является большим. Это особенно верно по отношению к холодным и умеренным районам, где насекомые не так многочисленны, как в более теплом климате, и где энтомофильные растения находятся, следовательно, в менее благоприятных условиях. Мы наблюдаем это на наших лесах, состоящих из хвойных и других древесных пород, например, дубов, буков, берез, ясеней и т. д., на Gramineae, Cyperaceae и Juncaceae, которые покрывают наши луга и болота; все эти деревья и травянистые растения опыляются при помощи ветра. Поскольку большое количество пыльцы тратится анемофильными растениями непроизводительно, то является удивительным, что такое большое количество мощных анемофильных видов, содержащих громадное количество особей, продолжает существовать во всех частях света, так как в том случае, если бы они превратились в энтомофильные, их пыльца стала бы переноситься при помощи насекомых — благодаря их чувствам и вкусам — с несравненно большей надежностью, чем она переносится с помощью ветра.[90]

* О наблюдениях мистера Хасселла [Hassall] см. «Annals and Mag. of Nat. Hist.», т. VIII, 1842, стр. 108. В «North American Journal of Science», янв. 1842, имеется сообщение о пыльце, сметенной с палуб корабля. Riley, «Fifth Report on the Noxious Insects of Missouri», 1873, стр. 86. Kerner, «Die Schutzmittel des Pollens», 1873, стр. 6. Этот автор видел также озеро в Тироле, которое было настолько покрыто пыльцой, что вода в нем более не казалась уже голубой. Blackley, «Experimental Researches on Hay-fever», 1873, стр. 132, 141—152.

Возможность подобного превращения, ввиду сделанных недавно замечаний относительно существования промежуточных форм между анемофильными и энтомофильными растениями, едва ли может вызывать сомнение; по всей видимости, подобное превращение осуществилось в группе ив, как мы можем это заключить на основании характера их ближайших родичей.*

На первый взгляд представляется еще более удивительным фактом то, что растения, претерпев уже один раз превращение в энтомофильные, могут когда-либо снова сделаться анемофильными; но иногда, правда, редко, это имело место, например, у обыкновенной *Poterium sanguisorba*, как об этом можно заключить на основании того, что она принадлежит к Rosaceae.[91] Такие случаи, однако, понятны, так как почти все растения нуждаются в том, чтобы по временам между ними происходило скрещивание; если бы какой-нибудь энтомофильный вид совершенно перестал посещаться насекомыми, то он, вероятно, погиб бы в том случае, если бы он не превратился в анемофильный или не приобрел бы полной способности к самооплодотворению; но мы можем подозревать, что в последнем случае он был бы склонен страдать от длительного отсутствия перекрестного опыления. Насекомые перестали бы уделять внимание растению, если бы прекратилось выделение нектара, правда, лишь в том случае, если бы в цветках не находилось большого запаса привлекательной для них пыльцы.

Потеря секреторной функции не может рассматриваться, как совершенно невероятное событие, поскольку мы видели, что выделение содержащей сахар жидкости из листьев и железок во многих случаях обусловливается климатическими влияниями, и поскольку небольшое количество цветов, не выделяющих в настоящее время нектара, до сих пор еще сохраняет окрашенные рисунки, служащие для ориентировки насекомых. Несомненно, тот же самый результат должен был бы получиться и в том случае, если бы в какой-нибудь области перестали существовать крылатые насекомые или последние стали бы очень редкими. В настоящее время имеется лишь одно единственное растение в обширном отряде Cruciferae, именно Pringlea, являющееся анемофильным, и это растение обитает на Кергуэленских островах,** где почти отсутствуют крылатые насекомые, вероятно, вследствие того, что они подвергаются риску быть унесенными ветром в море и там погибнуть; подобное же предположение я высказал относительно Мадейры.

Удивителен по отношению к анемофильным растениям тот факт, что они часто являются диклинными, т. е. что они либо однодомны и оба пола разделены у них в пределах одного и того же растения, либо двудомны и оба пола находятся у них на различных растениях. Дельпино показал,*** что в классе однодомных Линнея виды, принадлежащие к двадцати восьми родам, анемофильны, а виды, принадлежащие к семнадцати родам, энтомофильны. В классе двудом-

* H. Müller, «Die Befruchtung» etc., стр. 149.

** Достопочтенный A. E. Eaton, «Proc. Royal Soc.», т. XXIII, 1875, стр. 351.

*** Delpino, «Studi sopra un Lignaggio anemofilo delle Compositae», 1871.

ных виды, относящиеся к десяти родам, анемофильны, а виды, относящиеся к девятнадцати родам, энтомофильны. Большее число энтомофильных родов в последнем классе является, вероятно, косвенным результатом того, что насекомые обладают способностью переносить пыльцу к другому, иногда находящемуся на большом расстоянии растению более надежным образом, чем она переносится ветром. В упомянутых двух классах, взятых вместе, имеется тридцать восемь анемофильных и тридцать шесть энтомофильных родов, тогда как среди множества обоеполых растений отношение анемофильных родов к энтомофильным чрезвычайно мало. Причина этой замечательной разницы может заключаться в том, что анемофильные растения удержали в большей степени, чем энтомофильные, то первоначальное состояние, при котором полы были разделены, и их взаимное оплодотворение осуществлялось при посредстве ветра. То, что наиболее ранние и низко организованные члены растительного мира были раздельнополыми, как это в широких размерах наблюдается еще и в настоящее время, является мнением крупного авторитета, именно Негели.* Действительно, трудно не сделать этого вывода, если мы станем на ту представляющуюся весьма вероятной точку зрения, согласно которой конъюгация водорослей и некоторых простейших животных является первым шагом к половому размножению, и если, далее, мы будем учитывать, что между конъюгирующими клетками может быть прослежена все бо́льшая и бо́льшая степень дифференциации, явно приводящая, таким образом, к развитию двух половых форм. ** Мы видели также, что после того, как растения прикрепились к земле и стали более высоко развитыми, в результате чего сделались явнобрачными, они были вынуждены стать анемофильными, для того, чтобы опыляться между собою перекрестно. Следовательно, все растения, которые с тех пор не сильно изменились, должны до сих пор обнаруживать тенденцию быть диклинными и анемофильными; таким образом, мы можем понять связь между этими двумя состояниями, хотя они представляются на первый взгляд совершенно не связанными друг с другом. Если этот взгляд правилен, то растения должны были стать гермафродитными в позднейший, хотя все еще очень ранний период, а энтомофильными — в еще более поздний период, именно после того, как возникли крылатые насекомые. Таким образом, взаимоотношение между гермафродитизмом и опылением при посредстве насекомых равным образом является до некоторой степени понятным.

* Nägeli, «Entstehung und Begriff der naturhist. Art.», 1865, стр. 22.

** См. интересное обсуждение всего этого вопроса у О. Бючли (O. Bütschli) в его «Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle», и т. д., 1876, стр. 207—219. Также у д-ра А. Доделя (Dodel, «Die Kraushaar-Alge», Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot.», т. X). Также у Энгельмана (Engelmann), «Ueber Entwickelung von Infusorien», Morphol. Jahrbuch, т. I, стр. 573. Краткое содержание этого важного мемуара появилось в «Archives de Zoolog. expérimentale», т. V, 1876, стр. XXXIII. Энгельман приходит к выводу, что конъюгация различных инфузорий, постоянна она или временна (названная им в этом последнем случае копуляцией), ведет не к развитию настоящих яиц, а к реорганизации или омоложению особи. Повидимому, наблюдается близкая аналогия между подобным результатом и тем, который проистекает от соединения мужского и женского элементов разных растений, так как о возникающих таким путем сеянцах можно сказать, что они обнаруживают возрождение или омоложение в их очень увеличенной конституциональной силе.

Почему потомки растений, которые первоначально были двудомными и которые вследствие этого получали выгоду от того, что всегда скрещивались с другой особью, должны были превратиться в гермафродитов, можно, вероятно, объяснить риском не быть опыленными и не оставить потомства — риском, которому они подвергались особенно в то время, пока были анемофильными. Опасность не оставить потомства, являющаяся самой большой опасностью для всякого организма, сильно уменьшилась бы, если бы растения сделались гермафродитными, хотя это и связано с возможным ущербом, проистекающим от частого самоопыления. Насколько постепенными шагами приобреталось гермафродитное состояние — мы не знаем. Но мы можем себе представить, что если бы низко организованная форма, у которой оба пола представлены несколько отличающимися друг от друга особями, должна была размножаться путем почкования, осуществляющегося до или после конъюгации, то два зарождающихся пола были бы способны появиться путем почкования на одном и том же стволе, как это иногда случается в настоящее время с различными признаками. Организм будет тогда находиться в однодомном состоянии, и это, вероятно, является первым шагом к гермафродитизму, потому что в том случае, если бы очень простые мужские и женские цветки на одной особи, из которых каждый состоял бы из одной единственной тычинки или пестика, были тесно сближены и окружены общей оберткой приблизительно таким же образом, каким окружены цветки сложноцветных, то мы получили бы гермафродитный цветок.*

Повидимому, нет границ для тех изменений, которые претерпевают организмы при изменяющихся жизненных условиях, и у некоторых гермафродитных растений, происшедших, как я вынужден принять, от первично диклинных растений, снова произошло разделение полов. О том, что это произошло таким образом, мы можем заключить по присутствию рудиментарных тычинок у цветков некоторых особей и рудиментарных пестиков в цветках других особей, например, у *Lychnis dioica*. Но этого рода превращение не имело бы места, если бы перекрестное опыление не было уже обеспечено, обычно при посредстве насекомых; но почему образование мужских и женских цветков на разных растениях должно было быть выгодным для вида, после того как перекрестное опыление было уже обеспечено раньше, далеко не ясно. В самом деле, можно было бы представить, что растение могло производить вдвое большее количество семян, чем это было необходимо для сохранения необходимого числа его особей при новых или измененных условиях существования, и если оно не изменилось бы таким образом, что начало образовывать меньшее количество цветков, а изменилось бы в отношении состояния своих

* М-р В. Тизельтон Дайер в очень талантливом критическом разборе настоящего труда (Thiselton Dyer, «Nature», февр. 1877, стр. 239) придерживается диаметрально противоположного взгляда и выдвигает веские доводы в пользу того взгляда, что все растения были с самого начала гермафродитными. Я хочу лишь заметить, что я имел в виду организмы много ниже по ступени своего развития, чем папоротники или Selaginella. М-р Дайер прибавляет, что мое представление о том, что очень простые мужские и женские цветки были собраны вместе и окружены общей оберткой, встречает очень значительные морфологические трудности.

репродуктивных органов (как это часто случается в условиях культуры), расточительная трата семян и пыльцы могла бы быть избегнута тем, что цветки его стали бы диклинными.

Следует отметить один близкий пункт. Я отметил в моем «Происхождении видов», что в Британии у значительно большего относительного числа деревьев и кустарников, по сравнению с травянистыми растениями, наблюдается разделение полов; то же самое наблюдается, согласно Аза Грею и Гукеру, в Северной Америке и в Новой Зеландии.* Является, однако, сомнительным, насколько это правило остается в силе для всех случаев вообще; несомненно, оно неприменимо в Австралии. Но меня заверили, что цветки преобладающих австралийских деревьев, именно Myrtaceae, кишат насекомыми, и, если они дихогамны, то они должны быть практически диклинными. ** Что касается анемофильных растений, то мы знаем, что они склонны к разделению полов, и мы можем понять, что образование цветков у поверхности почвы было бы для них очень неблагоприятным обстоятельством, так как их пыльца легко уносится высоко в воздух; *** но так как стебли злаков достигают довольно значительной высоты, то мы не можем объяснить этим путем, почему такое большое количество деревьев и кустарников является диклинным. Из нашего предыдущего обсуждения мы можем сделать вывод, что дерево, образующее многочисленные гермафродитные цветки, редко будет опыляться перекрестно другим деревом, за исключением того случая, когда оно будет опылено пыльцой другой особи, обладающей большей силой действия по сравнению с собственной пыльцой растения. Однако разделение полов, вне зависимости от того, является ли растение анемофильным или энтомофильным, будет наиболее действительным образом препятствовать самоопылению, и возможно, что это является причиной того, что такое большое количество деревьев и кустарников диклинно. Или, если представить дело иначе,

* Я нашел в «London Catalogue of British Plants», что в Великобритании имеется тридцать два местных дерева и кустарника, относящихся к девяти семействам; но делая заведомую ошибку в сторону преуменьшения числа видов, я принял в расчет только шесть видов ив. Из тридцати двух древесных пород и кустарников у девятнадцати, т. е. более, чем у половины их, полы разделены; это является огромным относительным числом, по сравнению с другими британскими растениями. Новая Зеландия изобилует диклинными травянистыми растениями и деревьями; д-р Гукер вычислил, что примерно из 756 явнобрачных растений, населяющих острова, не менее 108 являются деревьями, принадлежащими к тридцати пяти семействам. Из этих 108 деревьев у пятидесяти двух, или почти у половины, полы более или менее разделены. Кустарников имеется 149; из них у шестидесяти одного оба пола в таком же состоянии [разделения], тогда как из остальных 500 травянистых растений всего у 121 растения, или менее чем у четверти, наблюдается разделение полов. Наконец, проф. Аза Грей сообщил мне, что в Соединенных штатах имеется 132 местных дерева (принадлежащих к двадцати пяти семействам), из которых девяносто пять (принадлежащих к семнадцати семействам) «имеют оба пола более или менее разделенными, у большей же части оба пола разделены вполне определенно».

** В отношении Proteaceae Австралии м-р Бентам указывает (Bentham, «Journal of Linn. Soc. Bot.», т. XIII, 1871, стр. 58, 64) на различные приспособления, с помощью которых рыльце у некоторых родов защищено от действия пыльцы того же самого цветка. Например, у Synaphea «рыльце сохраняется евнухом (т. е. одной из тычинок, которая бесплодна) чистым от всякого загрязнения со стороны пыльников того же цветка и сохраняется в неприкосновенности для пыльцы, которая может быть нанесена насекомыми и другими агентами».

*** Kerner, «Schutzmittel des Pollens», 1873, стр. 4.

можно сказать, что растение будет более способно развиться в дерево, если оба пола будут разделены, чем в том случае, когда оно является гермафродитным, так как в первом случае его многочисленные цветки будут менее подвергаться возможности постоянного самоопыления. Но следует также заметить, что продолжительная жизнь дерева или кустарника допускает у них разделение полов с гораздо меньшим риском, что оплодотворение может не осуществиться и семена могут не завязаться, чем риск, которому подвергаются в этом случае растения с коротким сроком существования. В этом, вероятно, как заметил Лекок, лежит причина того, что однолетние растения редко бывают двудомными.

Наконец, мы видели уже основания, позволяющие считать, что высшие растения произошли от чрезвычайно низко организованных форм, которые конъюгировали, и что конъюгировавшие особи несколько отличались друг от друга, причем одна из них представляла собой мужскую особь, а другая — женскую особь, и что, таким образом, растения были с самого начала двудомными. В очень ранний период подобные низко организованные двудомные растения, вероятно, путем почкования дали начало однодомным растениям, у которых одна и та же особь производила оба пола, а путем еще более тесного соединения обоих полов дали начало гермафродитным растениям, которые являются в настоящее время наиболее обыкновенной формой.* Как только растения были прикреплены к почве, их пыльца должна была переноситься каким-либо способом от цветка к цветку, первоначально почти наверное ветром, затем насекомыми, поедающими пыльцу, а впоследствии насекомыми, отыскивающими нектар. В последующие века некоторое небольшое число энтомофильных растений опять превратилось в анемофильные и у некоторых гермафродитных растений снова произошло разделение полов; но мы лишь весьма смутно в состоянии усмотреть преимущества подобных возвратных изменений, происходящих при известных условиях.

Двудомные растения, как бы они ни опылялись, имеют большое преимущество перед другими растениями в том отношении, что им обеспечено перекрестное опыление. Но это преимущество достигается у анемофильных видов за счет продукции громадного излишка пыльцы и сопровождается для них и для энтомофильных видов некоторой опасностью того, что иногда у них оплодотворение не будет происходить. Кроме того, половина особей, именно мужские особи, не образует семян, и возможно, что это является невыгодным. Дельпино отмечает, что двудомные растения не могут распространяться так легко, как однодомные и гермафродитные виды, так как одна особь, случайно попавшая в какую-нибудь новую местность, не может распространять вида. Но можно сомневаться в том, является ли это серьезной опасностью. Однодомные растения едва ли могут

* Имеется значительное количество данных, указывающих на то, что все высшие животные являются потомками гермафродитов; является интересной проблема, не был ли подобный гермафродитизм результатом конъюгации двух слегка различающихся между собой особей, которые представляли собой оба зарождающиеся пола. С этой точки зрения высшие животные, быть может, обязаны в настоящее время своим билатеральным строением, сопровождающимся удвоением всех их органов в раннем эмбриональном периоде, слиянию или конъюгации двух первичных особей.

не быть в широкой мере двудомными по своей функции, благодаря легкости их пыльцы и тому, что ветер дует [на цветки] сбоку. Они имеют, кроме того, то крупное дополнительное преимущество, что изредка или часто образуют самоопыленные семена. Если они сверх того дихогамны, то они неизбежно являются двудомными по своей функции. Наконец, гермафродитные растения могут обычно образовывать, по крайней мере, некоторое количество самоопыленных семян, и в то же время они могут подвергаться перекрестному опылению при помощи различных способов, подробно перечисленных в этой главе.[92] Если их строение совершенно не допускает самоопыления, то они находятся по отношению друг к другу в таком же положении, в каком находятся однодомные или двудомные растения, с той особенностью, которая может оказаться выгодной, что здесь каждый цветок способен дать семена.[93]

ГЛАВА XI

ПРИВЫЧКИ НАСЕКОМЫХ В ОТНОШЕНИИ ОПЫЛЕНИЯ ЦВЕТОВ

Насекомые посещают цветки одного и того же вида так долго, как только они могут. — Причина этой привычки. — Средства, с помощью которых пчелы распознают цветки одного и того же вида. — Внезапное выделение нектара. — Нектар некоторых цветков непривлекателен для некоторых насекомых. — Трудолюбие пчел и число цветков, посещаемых ими за короткий промежуток времени. — Продырявливание венчика пчелами. — Искусство, обнаруживаемое при этой операции. — Медоносные пчелы пользуются отверстиями, проделанными шмелями. — Действие привычки. — Мотив для продырявливания цветков — сберечь время. — Цветы, растущие скученными массами, особенно подвержены продырявливанию.

Пчелы и различные другие насекомые должны направляться на поиски цветов для добывания нектара и пыльцы инстинктивно, так как они поступают таким образом, без обучения, как только выйдут из состояния куколки. Их инстинкты, однако, не являются по своей природе специализированными, так как они посещают многие экзотические цветки так же охотно, как и эндемичные виды, и часто ищут нектар в цветках, которые его не выделяют; можно видеть, как они пытаются высасывать нектар из нектарников такой длины, что они не могут до него добраться.* Все виды пчел и некоторые другие насекомые обыкновенно, прежде чем перейти к другому виду, посещают цветки одного и того же вида так долго, как только могут.[94] Этот факт по отношению к медоносной пчеле наблюдался Аристотелем более 2000 лет тому назад и был отмечен Доббсом в работе, опубликованной в 1736 году в «Philosophical Transactions». Его может наблюдать каждый как у медоносных пчел, так и у шмелей в каждом цветочном саду; однако не наблюдается, чтобы насекомые неизменно следовали этой привычке. М-р Беннет следил в продолжение нескольких часов ** за многими растениями *Lamium album*, *L. purpureum* и другим губоцветным — *Nepeta glechoma*; все эти растения росли вперемежку друг с другом на насыпи вблизи не-

* См. по этому вопросу: Г. Мюллер (H. Müller), «Befruchtung» и т. д., стр. 427, и Дж. Лёббок (Lubbock), «British Wild Flowers» и т. д., стр. 20. Мюллер приводит хорошие доводы («Bienen-Zeitung», июнь 1876, стр. 119) в подтверждение своего взгляда, согласно которому пчелы и многие другие перепончатокрылые унаследовали от какого-то сосущего нектар прародителя большее искусство в похищении из цветков нектара, чем то, которое обнаруживают насекомые, относящиеся к другим отрядам.

** Bennett, «Nature», 1874, 4 июня, стр. 92.

скольких ульев, и он нашел, что каждая пчела ограничивалась при своих посещениях одним и тем же видом. Пыльца этих трех растений различается по окраске, так что он был в состоянии проверять свои наблюдения исследованием той пыльцы, которая прилипала к телу пойманных пчел, и нашел на каждой пчеле пыльцу лишь одного вида.

Шмели и медоносные пчелы являются хорошими ботаниками, так как они знают, что разновидности могут сильно различаться по окраске своих цветков и, однако, принадлежат к одному и тому же виду. Я неоднократно наблюдал, как шмели летели прямо от растения обыкновенного красного *Dictamnus fraxinella* к его белой разновидности; от одной разновидности *Delphinium consolida* и *Primula veris* к другой, совсем иначе окрашенной; от темнофиолетовой к яркожелтой разновидности *Viola tricolor*, и у двух видов Papaver от одной разновидности к другой, которая сильно отличалась по окраске; но в последнем случае некоторые из пчел летели безразлично к тому или другому из этих двух видов, хотя они пролетали мимо растений других родов и, таким образом, вели себя так, как будто бы оба вида являлись только разновидностями. Г. Мюллер также наблюдал, что медоносные пчелы перелетали с цветка на цветок от *Ranunculus bulbosus* к *arvensis*, от *Trifolium fragiferum* к *repens* и даже от синих гиацинтов — к синим фиалкам.*

Некоторые виды Diptera, или мух, держатся цветков одного и того же вида почти с такой же большой регулярностью, как и пчелы; если их поймать, то обнаруживается, что они покрыты пыльцой. Я видел, что *Rhingia rostrata* вела себя таким образом по отношению к цветкам *Lychnis dioica*, *Ajuga reptans* и *Vicia sepium*. *Volucella plumosa* и *Empis cheiroptera* перелетали прямо с цветка на цветок у *Myosotis sylvatica*, *Dolichopus nigripennis* вел себя таким же точно образом в отношении *Potentilla tormentilla*, а другие Diptera — в отношении *Stellaria holostea*, *Helianthemum vulgare*, *Bellis perennis*, *Veronica hederaefolia* и *Veronica chamoedrys*; но некоторые мухи посещали без различия цветки двух последних видов. Я видел не один раз, как мелкие трипсы с прилипшей к их телу пыльцой перелетали с одного цветка на другой цветок того же самого вида; я наблюдал, как один трипс медленно ползал внутри цветка Convolvulus с четырьмя прилипшими к его голове пыльцевыми зернами, которые были отложены на рыльце. Фабрициус и Шпренгель указывают, что мухи, раз проникнув в цветки Aristolochia, оттуда никогда уже больше не выбираются, — утверждение, которому я не мог поверить, так как в этом случае насекомые не содействовали бы перекрестному опылению растения; в настоящее время Гильдебранд показал, что это утверждение ошибочно. Так как крыло соцветия *Arum maculatum* снабжено нитями, явно приспособленными к тому, чтобы помешать выходу насекомых, то оно напоминает в этом отношении цветки Aristolochia; и при осмотре нескольких крыльев Arum в некоторых из них было найдено от тридцати до шестидесяти мелких Diptera, принадлежавших к трем видам; многие из этих насекомых лежали мертвыми на дне крыла, как будто бы они захватывались туда навсегда. Для того, чтобы обнаружить, могут ли живые насекомые

* H. Müller, «Bienen-Zeitung», июль 1876, стр. 183.

выбраться и перенести пыльцу на другое растение, весной 1842 года я туго завязал вокруг крыла соцветия тонкий муслиновый мешок; при моем возвращении через часовой промежуток времени на внутренней поверхности мешочка ползало несколько мелких мух. Затем я сорвал крыло и сильно в него дунул; вскоре из него выползло несколько мух, и все они без исключения были обсыпаны пыльцой арума. Эти мухи быстро улетели, и я определенно видел, что три из них полетели к другому растению, находившемуся примерно на расстоянии одного ярда; они опустились на внутренней или вогнутой поверхности крыла и внезапно полетели вниз, внутрь соцветия. Тогда я вскрыл это соцветие, и хотя ни один из пыльников не был лопнувшим, на дне крыла лежали многочисленные пыльцевые зерна, которые должны были быть занесены из другого растения одною из этих мух или каким-либо другим насекомым. В другом соцветии ползали мелкие мухи, и я видел, что они оставляли пыльцу на рыльцах.

Я не знаю, ограничивают ли обычно Lepidoptera свои посещения цветками одного и того же вида; но однажды я наблюдал, как многочисленные мелкие моли—я полагаю, что *Lampronia* (Tinea) *calthella*,— повидимому, поедали пыльцу *Mercurialis annua*, и вся передняя часть их тела была покрыта пыльцой. Тогда я пошел к женскому растению, находившемуся на расстоянии нескольких ярдов, и наблюдал в течение пятнадцати минут, как три таких моли сели на рыльца. Lepidoptera, вероятно, часто побуждаются к посещению цветков одного и того же вида всякий раз, когда последние снабжены длинным и узким нектарником, так как в этом случае другие насекомые не могут высасывать нектар, сохраняющийся, таким образом, для тех насекомых, которые имеют удлиненный хоботок. Без сомнения, моль юкки * посещает лишь цветки того растения, от которого произошло ее название, так как в высшей степени удивительный инстинкт руководит этой молью, заставляя ее переносить пыльцу на рыльце, в результате чего получают возможность развиваться семяпочки, на которых питаются личинки. Что касается Coleoptera, то я видел покрытых пыльцой Meligethes, перелетавших с одного цветка на другой цветок этого же самого вида, и это должно случаться часто, так как, согласно г. Бризу́, «многие из видов предпочитают лишь один вид растения».**

Не следует предполагать на основании этих нескольких указаний, что насекомые строго ограничивают свои посещения одним и тем же видом. Они часто посещают другие виды в том случае, когда лишь небольшое число растений одного и того же вида растет поблизости друг от друга. В цветочном саду, содержавшем несколько растений Oenothera, пыльцу которой легко узнать, я находил не только отдельные зерна, но массы этой пыльцы внутри многих цветков Mimulus, Digitalis, Antirrhinum и Linaria. Другие виды пыльцы были также обнаружены в этих же самых цветках. Было исследовано большое число рылец на растении Thymus, у которого тычинки были

* Описана мистером Райли (Riley) в «American Naturalist», т. VII, окт. 1873.

** Цитировано по «American Nat.», май 1873, стр. 270. [В «American Naturalist», т. VII, № 5 имеется статья B. White с ссылкой на работу Brisout, напечатанную в журн. «l'Abeille», 1827, т. VIII. — *Ред.*]

совершенно недоразвитыми, и эти рыльца, хотя они едва ли были больше тонкой иглы, были покрыты не только пыльцой Thymus, перенесенной с других растений пчелами, но и различными другими видами пыльцы.

То, что насекомые посещают цветки одного и того же вида так долго, как только они могут, весьма важно для растения, так как это способствует перекрестному опылению отдельных особей одного и того же вида; но никто не станет предполагать, что насекомые поступают таким образом для пользы растения. Причина этого лежит, вероятно, в том, что насекомые получают этим путем возможность работать быстрее; они точно научились тому, как располагаться в наилучшем положении на цветке, как далеко и в каком направлении вводить свои хоботки. * Они действуют по тому же самому принципу, как ремесленник, который должен построить полдюжины машин и который экономит время, последовательно изготовляя каждое колесо и каждую часть сразу для них всех. Насекомые, или, по крайней мере, пчелы, повидимому, при всех разнообразных работах находятся под большим влиянием привычки; мы сейчас увидим, что это положение остается в силе и по отношению к их преступному навыку прогрызать отверстия сквозь венчик.

Любопытно, каким образом пчелы распознают цветки одного и того же вида. То, что окрашенный венчик является главным направляющим указателем, не может вызывать сомнения. В хороший день, когда пчелы беспрестанно посещали мелкие синие цветки *Lobelia erinus*, я срезал с некоторых цветков все лепестки, а с других только нижние полосатые, и эти цветки больше ни разу не высасывались пчелами, несмотря на то, что некоторые из последних фактически ползали над ними. Удаление одних только верхних двух маленьких лепестков не отражалось на посещении пчел. М-р Дж. Андерсон также указывает, что в том случае, когда он удалял венчики у Calceolaria, пчелы никогда не посещали цветков.** С другой стороны, среди нескольких крупных зарослей *Geranium phaeum*, распространившихся за пределы сада, я наблюдал необыкновенный факт — цветки продолжали выделять обильное количество нектара после того, как опали все лепестки; и цветки в этом состоянии все еще посещались шмелями. Но шмели могли узнать, что эти цветки, потеряв все свои лепестки, все еще заслуживают посещения, благодаря тому,

* После того как были написаны эти замечания, я обнаружил, что Г. Мюллер пришел почти к тому же самому заключению относительно причины, почему насекомые посещают цветки одного и того же вида так долго, как только могут: H. Müller, «Bienen-Zeitung», июль 1876, стр. 182.

** Anderson, «Gardeners' Chronicle», 1853, стр. 534. Курр вырезал нектарники из большого числа цветков у различных видов и нашел, что большинство их дало семена; но насекомые, вероятно, не заметят потерю нектарника до того момента, пока не введут свои хоботки в образовавшиеся таким образом углубления, и, поступая таким образом, они должны опылить цветки. Этот автор удалил также весь венчик у значительного числа цветков, и последние точно так же дали семена. Цветки, отличающиеся самофертильностью, естественно должны были дать семена при подобных условиях; но я очень удивлен тем, что *Delphinium consolida*, так же как и еще один вид Delphinium, и *Viola tricolor* могли дать обильное количество семян, будучи подвергнуты подобной операции; но не видно, чтобы он [этот автор] сравнил число образованных таким образом семян с числом семян, которое дали неискалеченные цветки, оставленные доступными для свободного посещения насекомыми: Kurr, «Bedeutung der Nektarien», 1833, стр. 123—135.

что находили нектар в цветках, потерявших всего один или два лепестка. Одна окраска венчика служит лишь приблизительным указателем при отыскивании цветка: так, я наблюдал в течение некоторого времени за шмелями, которые посещали исключительно растения белоцветковой *Spiranthes autumnalis*, росшие на коротком дерне, на значительном расстоянии друг от друга; эти шмели часто пролетали на расстоянии немногих дюймов от различных других растений с белыми цветками, а затем, без дальнейшего их обследования, летели далее в поисках Spiranthes. Кроме того, многие медоносные пчелы, которые ограничивали свои посещения обыкновенным вереском (*Calluna vulgaris*), повторно летели к *Erica tetralix*, очевидно, привлеченные очень сходным оттенком их цветков, и затем тотчас же разлетались в поисках Calluna.

О том, что окраска цветка не является единственным распознавательным признаком, которым руководствуются пчелы, ясно говорят шесть приведенных выше случаев, в которых пчелы повторно перелетали по прямой линии от одной разновидности к другой разновидности того же самого вида, хотя эти разновидности имели очень различно окрашенные цветки. Я наблюдал также, как пчелы летели по прямой линии от одной группы желтоцветковой Oenothera к любой другой группе того же самого растения в саду, не отклоняясь ни на один дюйм от своего пути, к растениям Eschscholtzia и другим растениям с желтыми цветками, которые были расположены всего на расстоянии одного-двух футов по ту или другую сторону их пути. В этих случаях пчелы знали расположение каждого растения в саду вполне хорошо, как мы можем заключить об этом по прямизне их полета; таким образом, они руководствовались опытом и памятью. Но как они открыли в первый раз, что упомянутые выше разновидности с различно окрашенными цветками принадлежали к одному и тому же виду? Как бы это ни могло показаться странным, повидимому, пчелы, по крайней мере иногда, узнают растения даже на расстоянии по их общему виду, таким же образом, как это делаем мы. В трех случаях я наблюдал, как шмели летели по совершенно прямой линии, на расстоянии пятнадцати ярдов, от высокого дельфиниума (Delphinium), находившегося в полном цвету, к другому растению этого же самого вида, не имевшему еще ни одного раскрывшегося цветка, и на котором почки обнаруживали лишь слабый синеватый оттенок. Здесь ни запах, ни воспоминание первых посещений не могли играть роли, а синий оттенок был настолько слабым, что едва ли мог служить указателем.*

Заметность венчика недостаточна для того, чтобы вызвать повторные посещения со стороны насекомых, если одновременно не выделяется нектар, а быть может, и не испускается также некоторый запах.[95] Я наблюдал в течение двух недель по нескольку раз в день стену, покрытую растениями *Linaria cymbalaria*, находившимися

* Факт, упоминаемый Г. Мюллером (H. Müller, «Die Befruchtung» и т. д., стр. 347), показывает, что пчелы обладают остротой зрения и способностью тонкого распознавания, так как те пчелы, которые были заняты сбором пыльцы Primula elatior, неизменно пролетали мимо цветков длинностолбчатой формы, у которой пыльники сидят глубоко внизу трубчатого венчика. Однако различие во внешнем виде между длинностолбчатой и короткостолбчатой формами чрезвычайно незначительно.

в полном цвету, и никогда не видел, чтобы какая-нибудь пчела хотя бы посмотрела на одно из них. Затем был очень жаркий день, и вдруг на цветках оказалось большое количество усердно работавших пчел. Повидимому, для выделения нектара необходима определенная степень теплоты, так как я наблюдал у *Lobelia erinus*, что если солнце переставало светить всего на полчаса, посещения пчел становились реже и вскоре прекращались. Аналогичный факт, касавшийся сладких выделений прилистников *Vicia sativa*, был уже приведен ранее. Таким же образом, как и у Linaria, я изо дня в день следил за цветками *Pedicularis sylvatica*, *Polygala vulgaris*, *Viola tricolor* и некоторых видов Trifolium, не видя на них ни одной работающей пчелы, но затем вдруг все цветки были посещены многочисленными пчелами. Но каким же образом такое большое количество пчел сразу обнаружило, что цветки выделяют нектар? Я предполагаю, что это должно было произойти вследствие аромата последних, и что, как только небольшое число пчел начало высасывать нектар из цветков, другие пчелы этого же самого вида и других видов заметили это обстоятельство и им воспользовались. Мы вскоре увидим, когда будем излагать вопрос о продырявливании венчика, что пчелы вполне способны воспользоваться трудом других видов. При этом начинает действовать и память, так как пчелы, как уже отмечено выше, знают местоположение каждой группы цветов в саду.[96] Я неоднократно видел несколько раз, как они огибали угол, но в других случаях они летели от одного растения Fraxinella и Linaria к другому, удаленному растению того же самого вида по столь прямой линии, как только это было возможно, хотя вследствие нахождения между двумя этими растениями других растений они не находились друг от друга в пределах видимости.

Повидимому, можно считать несомненным, что вкус или запах нектара некоторых цветов является непривлекательным для пчел, или для шмелей, или для тех и других, потому что нет, кажется, другой причины, которая могла бы объяснить, почему некоторые открытые цветки, выделяющие нектар, пчелами не посещаются. Малое количество нектара, выделяемое некоторыми из этих цветков, едва ли может быть причиной того, что насекомые ими пренебрегают, так как медоносные пчелы ревностно разыскивают мелкие капельки на железках листьев *Prunus laurocerasus*. Даже пчелы из разных ульев посещают иногда разные виды цветов, как это, по указанию м-ра Гранта, происходит у Polyanthus и *Viola tricolor*.* Я узнал, что шмели посещали цветки *Lobelia fulgens* в одном саду и не посещали их в другом, находившемся всего на расстоянии нескольких миль. Пчелы и шмели никогда не дотрагиваются до наполненного нектаром нектарника в губе *Epipactis latifolia*, хотя я видел, что они пролетали в непосредственной близости от него, и хотя нектар имеет приятный для нас вкус и обычно потребляется обыкновенными осами. Насколько я видел, осы ищут нектар здесь, в Англии, лишь в цветках этой Epipactis, *Scrophularia aquatica*, *Hedera helix*, *Symphoricarpus racemosa* ** и Tritoma; три первых растения являются эндемиками,

* Grant, «Gard. Chron.», 1844, стр. 374

** Это, повидимому, справедливо и для Италии, так как Дельпино говорит, что цветки лишь этих трех растений посещаются осами: Delpino, «Nettarii Estranuziali, Bullettino Entomologico», год VI.

а два последних — экзотиками. Так как осы сильно любят сахар и вообще всякую сладкую жидкость и так как они не пренебрегают мелкими каплями на железках *Prunus laurocerasus*,— является странным факт, что они не высасывают нектар из многих открытых цветков, что́ они могли бы делать без помощи хоботка. Медоносные пчелы посещают цветки Symphoricarpus и Tritoma, и это делает еще более странным тот факт, что они не посещают цветков Epipactis или, насколько я видел, цветков *Scrophularia aquatica*, хотя они посещают цветки *Scrophularia nodosa*, по крайней мере, в Северной Америке.*

Необычайное усердие пчел и множество цветков, которые они посещают в течение короткого времени, так что каждый цветок посещается по нескольку раз, должны сильно увеличивать вероятность того, что каждый цветок получит пыльцу от другого растения. Когда нектар является каким-либо образом скрытым, пчелы не могут установить, не всовывая своих хоботков, не извлечен ли он недавно другими пчелами, и это, как было отмечено в одной из предшествующих глав, вынуждает их посещать гораздо большее количество цветков, чем они посещали бы, если бы дело обстояло иначе. Но они стараются потерять как можно меньше времени; так, если они найдут в цветках, имеющих несколько нектарников, один из нектарников сухим, то они не пробуют обследовать другие, но, как я часто наблюдал, перелетают к другому цветку. Они работают так усердно и эффективно, что даже в случае растений, сотни и тысячи которых растут совместно сообществами, как это имеет место, например, у различных видов вереска, посещается каждый отдельный цветок, доказательства чего вскоре будут приведены. Они не теряют времени и быстро перелетают с растения на растение, но я не знаю скорости, с которою летают медоносные пчелы. Шмели летают со скоростью десяти миль в час, как я мог установить в отношении самцов, благодаря их любопытной привычке останавливаться в определенных установленных точках, что облегчило измерение времени, затраченного на перелет с одного места на другое.

Что касается числа цветков, которые пчелы посещают за определенное время, то я наблюдал, что точно в одну минуту шмель посетил двадцать четыре закрытых цветка *Linaria cymbalaria*; другой шмель за это же самое время посетил двадцать два цветка *Symphoricarpus racemosa*, а еще один — семнадцать цветков на двух растениях Delphinium. В течение пятнадцати минут один цветок на верхушке растения Oenothera был посещен восемь раз различными шмелями, и я следовал за последним из этих шмелей, пока он посещал в течение немногих дополнительных минут каждое из растений этого вида в большом цветочном саду. За девятнадцать минут каждый цветок на небольшом растении *Nemophila insignis* был посещен дважды. В одну минуту медоносная пчела, собирающая пыльцу, проникла в шесть цветков Campanula; пчелы, когда они заняты этой работой, работают медленнее, чем в том случае, когда они извлекают нектар. Наконец, семь соцветий на растении *Dictamnus fraxinella* наблюдались 15 июня 1841 года в продолжение десяти минут; их

* «Silliman's American Journal of Science», авг. 1871.

посетило тринадцать шмелей, из которых каждый проникал во многие цветки. 22-го числа эти же самые соцветия были посещены за такое же время одиннадцатью шмелями. Это растение образовало всего 280 цветков и, на основании приведенных выше данных, принимая во внимание, до какого позднего срока работают шмели вечером, можно считать, что каждый цветок должен был ежедневно посещаться, по крайней мере, тридцать раз, а один и тот же цветок продолжает оставаться открытым в продолжение нескольких дней. Частота посещений цветков пчелами иногда обнаруживается также степенью, в какой лепестки бывают поцарапаны их лапками, снабженными крючками; я видел большие гряды Mimulus, Stachys и Lathyrus, красота цветков которых была этим путем сильно обезображена.[97]

Продырявливание венчика пчелами.— Я уже упоминал о том, что пчелы прогрызают в цветках отверстия с целью получения нектара. Они часто поступают таким образом как с эндемичными, так и с экзотическими видами во многих частях Европы, в Соединенных Штатах, в Гималаях и, судя по этому, вероятно, во всех частях света. Растения, оплодотворение которых фактически зависит от того, что насекомые проникают внутрь цветков, не будут давать семян в том случае, если нектар цветков похищается снаружи; даже у тех видов, которые способны самоопыляться без какой-либо помощи, не может происходить перекрестного опыления, а это, как мы знаем, в большинстве случаев представляет серьезный вред. Те размеры, в которых шмели практикуют прогрызание отверстий, являются поразительными; замечательный случай наблюдался мною вблизи Борнмута (Bournemouth), где прежде были обширные верещатники. Я предпринял продолжительную прогулку и время от времени срывал по веточке *Erica tetralix*, и когда я набрал их полную руку, я исследовал все цветки под лупой. Этот прием был повторен много раз; но, несмотря на то, что было исследовано много сотен цветков, мне не удалось найти ни одного цветка, который не был бы продырявлен. Шмели в это время высасывали нектар из цветков через эти отверстия. На следующий день было исследовано большое число цветков на другом верещатнике с тем же самым результатом, но здесь через отверстия высасывали нектар медоносные пчелы. Этот случай тем более замечателен, что бесчисленные отверстия были проделаны в течение двух недель, ибо до этого времени я видел, что пчелы везде извлекали нектар надлежащим способом через зев венчика. В обширном цветочном саду несколько больших гряд *Salvia grahami*, *Stachys coccinea* и *Pentstemon argutus* (?) имели продырявленными все без исключения цветки; между тем было исследовано очень большое количество цветков. Я видел целые поля красного клевера (*Trifolium pratense*) в таком же самом состоянии. Д-р Огл нашел, что 90% цветков *Salvia glutinosa* были прогрызены. М-р Бейли говорит, что в Соединенных штатах трудно найти цветок местной *Gerardia pedicularia* без отверстия в нем; м-р Джентри, говоря об интродуцированной *Wistaria sinensis*, указывает, что «почти каждый цветок был продырявлен».*

* Dr. Ogle, «Pop. Science Review», июль 1869, стр. 267; Bailey, «American Naturalist», ноябрь 1873, стр. 690; Gentry, там же, май 1875, стр. 264.

Насколько я видел, первыми прогрызают отверстия в венчике всегда шмели, и они хорошо приспособлены для этой работы, обладая сильными нижними челюстями; но пчелы потом пользуются сделанными таким образом отверстиями. Доктор Г. Мюллер, однако, пишет мне, что медоносные пчелы иногда прогрызают отверстия сквозь цветки *Erica tetralix*. Никакие насекомые, кроме пчел, за единственным исключением ос по отношению к Tritoma, не имеют, насколько я заметил, достаточного сознания для того, чтобы воспользоваться проделанными уже отверстиями. Даже шмели не всегда обнаруживают, что им было бы выгодно проделать отверстия в некоторых цветках. В нектарнике *Tropaeolum tricolor* имеется обильный запас нектара, однако в нескольких садах я находил это растение нетронутым, в то время как цветки других растений продырявливались в широких размерах; но несколько лет тому назад садовник сэра Дж. Лёббока заверил меня, что он видел, как шмели пробуравливали отверстие сквозь нектарник этого Tropaeolum. В Соединенных Штатах обычный садовый Tropaeolum, как я слышал от м-ра Бейли, часто продырявливается. Мюллер наблюдал, как шмели пытались высасывать нектар через зев цветков *Primula elatior* и одной Aquilegia и, потерпев неудачу в своих попытках, проделали отверстия сквозь венчик; но они часто прогрызают отверстия, несмотря на то, что они могли бы с очень небольшими лишними хлопотами добыть нектар законным путем через зев венчика.

Доктор В. Огл сообщил мне любопытный случай. Он собрал в Швейцарии 100 соцветий обычной синей разновидности борца (*Aconitum napellus*), и ни один цветок на этих соцветиях не был продырявлен; затем он собрал 100 соцветий белой разновидности, росшей в непосредственной близости, и оказалось, что каждый из открытых цветков был продырявлен. Это удивительное различие в состоянии цветков может быть приписано с большей вероятностью тому, что синяя разновидность неприятна для пчел вследствие присутствия едкого вещества, которое столь обычно у Ranunculaceae, и отсутствия этого вещества у белой разновидности, в соответствии с утерей ею синей окраски. Согласно Шпренгелю,* это растение является в сильной степени протерандричным; оно было бы поэтому более или менее бесплодным, если бы пчелы не переносили пыльцу с более молодых на более старые цветки. Следовательно, белая разновидность, цветки которой пчелы всегда прогрызают, вместо того чтобы проникать в них надлежащим образом, должна была бы не давать полного количества семян и стать сравнительно редким растением; как сообщает мне доктор Огл, так это и было в действительности.

Пчелы обнаруживают большое искусство в способе своей работы, так как они всегда проделывают свои отверстия снаружи, в непосредственной близости от того места, где помещается скрытый в венчике нектар. Все цветки на большой гряде *Stachys coccinea* имели один или два продольных разреза, сделанных на верхней стороне венчика, близ его основания. Цветки Mirabilis и *Salvia coccinea* были продырявлены таким же образом, тогда как цветки *Salvia grahami*, у которых чашечка сильно удлинена, имели неизменно продырявленными как чашечку, так и венчик. Цветки *Pentstemon argutus* шире, чем

* Sprengel, «Das Entdeckte» и т. д., стр. 278.

цветки только что названных растений, и здесь шмели всегда проделывали два отверстия рядом друг с другом, как раз над чашечкой. В этих нескольких случаях отверстия находились на верхней стороне, но у *Antirrhinum majus* одно или два отверстия были проделаны на нижней стороне, в непосредственной близости от небольшой выпуклости, представляющей нектарник, а, следовательно, прямо против и в непосредственной близости от того места, где выделяется нектар.

Но наиболее замечательный известный мне случай проявления мастерства и способности суждения,— это случай продырявливания цветков *Lathyrus sylvestris*, описанный моим сыном Фрэнсисом.* Нектар у этого растения заключен внутри образованной соединенными друг с другом тычинками трубки, которая так тесно охватывает пестик, что пчела вынуждена вводить свой хоботок снаружи от этой трубки, но два естественных округлых прохода или отверстия остаются в трубке близ основания — для того, чтобы пчелы могли достигнуть нектара. Мой сын нашел, что в шестнадцати из двадцати четырех цветков этого растения и в одиннадцати из шестнадцати цветков культурной многолетней чины, которая является либо разновидностью этого же самого вида, либо близко родственным видом, левый проход больше, чем правый. И здесь-то и наступает замечательный момент — шмели прогрызают отверстия сквозь флаг венчика, причем всегда производят эту операцию слева над тем проходом, который из обоих проходов является обычно бо̀льшим. Мой сын замечает: «Трудно сказать, каким образом пчелы могли приобрести этот навык. Обнаружили ли они неодинаковость размеров нектарных отверстий, высасывая цветки надлежащим способом, а затем воспользовались этими знаниями для определения места, где прогрызать отверстие, или же они отыскали наилучшее место, прогрызая флаг в различных местах, а потом при посещении других цветков припоминали его положение. Но как в том, так и в другом случае они обнаруживают замечательную способность пользоваться тем, чему они научились путем опыта». Представляется вероятным, что пчелы обязаны своим мастерством в прогрызании отверстий сквозь цветки всех видов тому, что они в течение долгого времени пользовались инстинктом лепки ячей и вместилищ из воска или расширения своих старых коконов трубками из воска, так как они бывают, таким образом, вынуждены работать на внутренней и наружной поверхности одного и того же предмета.

В начале лета 1857 года мне пришлось наблюдать в течение нескольких недель за несколькими рядами яркокрасной многоцветковой фасоли (*Phaseolus multiflorus*) — в то время, когда я посвятил свое внимание оплодотворению этого растения,— и я ежедневно видел, что шмели и медоносные пчелы высасывали нектар через зев цветков. Но однажды я нашел нескольких шмелей, которые были заняты тем, что прорезывали отверстия в одном цветке за другим; на следующий день все без исключения пчелы вместо того, чтобы садиться на левое крыло венчика и добывать из цветка нектар надлежащим способом, без малейшего колебания летели прямо к чашечке и высасывали нектар через отверстия, которые были проделаны всего

* Fr. Darwin, «Nature», 8 янв. 1874, стр. 189.

за день перед этим шмелями; они продолжали практиковать это в течение нескольких последующих дней. * М-р Белт сообщил мне (28 июля 1874 года) о подобном же случае, с тем единственным различием, что шмелями было продырявлено менее половины цветков; тем не менее, все медоносные пчелы перестали высасывать нектар через зев цветков и посещали исключительно прогрызенные цветки. Но каким же образом медоносные пчелы так быстро обнаруживают, что проделаны отверстия? Вопрос об инстинкте, повидимому, приходится исключить, так как рассматриваемое растение является экзотическим. Пчелы не могут видеть отверстия в то время, когда они находятся на крыльях венчика, где они прежде всегда садились. Судя по той легкости, с которой пчелы бывали обмануты в тех случаях, когда срезались лепестки у *Lobelia erinus*, было ясно, что в этих случаях ими руководил при отыскании нектара не его запах, и можно сомневаться в том, что их привлекал к отверстиям в цветках Phaseolus исходящий из них аромат. Замечали ли они эти отверстия, благодаря чувству осязания, присущему их хоботкам, в то время, когда они высасывали цветки надлежащим способом, и затем сделали заключение, что это сбережет им время, если они будут садиться на наружную сторону цветков и будут пользоваться отверстиями? Это представляется актом чересчур разумным для пчел; кажется более вероятным, что они видели шмелей за работой и, понимая, в чем здесь дело, подражали им и воспользовались более коротким путем к нектару. Если бы дело касалось даже животных, стоящих на высокой ступени развития, подобных обезьянам, то и тогда мы были бы удивлены, услышав, что все особи одного вида в течение промежутка времени в двадцать четыре часа поняли поступок, совершенный другим видом, и им воспользовались. [98]

Я повторно наблюдал среди различных видов цветов, что все пчелы и шмели, которые высасывали нектар через отверстия, летели к ним, независимо от того, находились ли они на верхней или на нижней стороне венчика, без малейшего колебания, и это показывает, как быстро все особи в пределах района приобрели одни и те же знания. Однако в известной степени начинает действовать навык, как и при столь многих других производимых пчелами работах. Доктор Огл, м-р Фаррер и м-р Белт наблюдали у *Phaseolus multiflorus*, ** что некоторые особи направлялись исключительно к отверстиям, тогда как другие особи этого же самого вида посещали лишь зев цветков. Я обратил внимание в 1861 году на тот же самый факт у *Trifolium pratense*. Сила привычки столь постоянна, что когда пчела, посещающая продырявленные цветки, доходит до цветка, который не был прогрызен, она не идет к зеву цветка, но тотчас же улетает в поисках другого прогрызенного цветка. Тем не менее, я видел один раз шмеля, посещавшего гибридный *Rhododendron azaloides*; он проникал в зев одних цветков и прорезал отверстия в других. Доктор Г. Мюллер сообщил мне, что в одном и том же районе

* «Gard. Chron.», 1857, стр. 725.

** Dr. Ogle, «Pop. Science Review», апр. 1870, стр. 167. Mr. Farrer, «Annals and Mag. of Nat. Hist.», 4-я серия, т. II, 1868, стр. 258. Мистер Белт в письме, адресованном мне.

он видел, что некоторые особи *Bombus mastrucatus* пробуравливали отверстия сквозь чашечку и венчик *Rhinanthus alectorolophus*, а другие только сквозь венчик. Однако иногда можно наблюдать, что различные виды пчел ведут себя различно в одно и то же время на одном и том же растении. Я видел медоносных пчел, высасывающих нектар через зев цветков обыкновенной фасоли, шмелей одного вида, высасывавших нектар через отверстия, прогрызенные в чашечке, и шмелей другого вида, высасывавших маленькие капли жидкости, выделявшейся прилистниками. М-р Бил из Мичигана сообщил мне, что цветки миссурийской смородины (*Ribes aureum*) изобилуют нектаром, так что дети часто их высасывают, и он видел, что медоносные пчелы высасывали нектар через отверстия, проделанные птицей, именно иволгой, и что одновременно шмели высасывали нектар надлежащим образом через зев цветков.* Это указание относительно иволги заставляет вспомнить то, что я ранее сказал относительно определенных видов колибри, пробуравливающих отверстия сквозь цветки Brugmansia, тогда как другие виды проникают в цветки через зев.

Мотивом, который побуждает пчел прогрызать отверстия сквозь венчик, является, повидимому, экономия времени, так как они теряют много времени на вползание и выползание из крупных цветков и на всовывание с силой своих головок в закрытые цветки. Насколько я мог судить, они были способны посетить примерно вдвое большее количество цветков Stachys и Pentstemon, садясь на верхнюю поверхность венчика и высасывая нектар через прогрызенные отверстия, чем в том случае, когда они проникали в цветки надлежащим путем. Тем не менее, каждая пчела, прежде чем она приобретет большой опыт, должна терять некоторое время на проделывание каждого нового отверстия, особенно в том случае, когда отверстие должно быть проделано как через чашечку, так и через венчик. Этот поступок предполагает, следовательно, наличие предусмотрительности; многочисленные факты, свидетельствующие об этой способности пчел, мы имеем в их строительной деятельности; не можем ли мы далее считать, что следы их общественного инстинкта, т. е. инстинкта, заставляющего их работать для блага других членов общества, играют роль также и здесь?

Много лет назад я был поражен тем фактом, что шмели, как общее правило, продырявливают цветки лишь тогда, когда последние растут в больших количествах поблизости друг от друга. В саду, где было несколько очень больших гряд *Stachys coccinea* и *Pentstemon argutus*, был продырявлен каждый цветок, но я нашел два растения первого вида, росших совершенно отдельно и имевших сильно поцарапанные лепестки; это указывало на то, что они часто посещались пчелами, и, однако, ни один цветок не был продырявлен. Я нашел также отдельно росшее растение Pentstemon и видел, как пчелы входили в зев венчика, и ни один цветок не был продырявлен. В следующем году (1842) я посетил этот же самый сад несколько раз. 19 июля шмели высасывали цветки *Stachys coccinea* и *Salvia grahami*

* Однако цветки Ribes продырявливаются иногда шмелями, и мистер Бёнди говорит, что последние были способны в одну минуту прогрызать семь цветков и похищать из них мед: Bundy, «American Naturalist», 1876, стр. 238.

надлежащим образом, и ни один из венчиков не был продырявлен. 7 августа все цветки были продырявлены, даже цветки небольшого числа растений Salvia, которые росли невдалеке от большой гряды. 21 августа лишь небольшое количество цветков на верхушках колосовидных соцветий обоих видов оставалось свежим, и ни один из них не был продырявлен. Далее, в моем собственном саду каждое растение в нескольких рядах обыкновенной фасоли имело много продырявленных цветков; но я нашел три растения в отдельных частях сада, которые взошли случайно, и они не имели ни одного продырявленного цветка. Генерал Стречи прежде видел много продырявленных цветков в одном из садов в Гималаях, и, написав об этом владельцу сада, чтобы узнать, остается ли там в силе эта зависимость между скученным ростом растений и их продырявливанием пчелами, получил утвердительный ответ. М-р Бейли сообщил мне, что *Gerardia pedicularia*, которая продырявливается в столь широких размерах, и *Impatiens fulva*, обе представляют собою очень обильно цветущие растения. Отсюда следует, что красный клевер (*Trifolium pratense*) и обыкновенная фасоль в том случае, когда они культивируются большими массами на полях, так же как *Erica tetralix*, который растет большими массами на верещатниках, ряды многоцветковой фасоли в огороде и массовые скопления какого-либо вида в цветочном саду, — все легко могут подвергнуться продырявливанию.

Объяснить этот факт нетрудно. Цветы, растущие большими массами, доставляют богатую добычу пчелам и заметны на большом расстоянии. Вследствие этого они посещаются большими массами этих насекомых, и я насчитал однажды от двадцати до тридцати пчел, летавших вокруг гряды Pentstemon. Таким образом, их побуждает быстро работать соперничество, и, что еще более важно, как на это указал мой сын, * они находят большое количество цветков с высосанными досуха нектарниками. Этим путем они бесплодно теряют много времени на обследование большого количества пустых цветков, и это приводит их к тому, что они прогрызают отверстия для того, чтобы как можно быстрее обнаружить, имеется ли нектар, и если он имеется, то добыть его.

Цветки, являющиеся частично или вполне стерильными, в том случае, если они не посещаются надлежащим путем насекомыми, например, цветки большинства видов Salvia, *Trifolium pratense*, *Phaseolus multiflorus* и др., перестанут в большей или меньшей степени давать семена, если пчелы ограничивают свои посещения только продырявленными отверстиями. Продырявленные цветки тех видов, которые способны самоопыляться, дадут лишь самоопыленные семена, и вследствие этого сеянцы будут менее сильными. Поэтому все растения должны в известной степени страдать в том случае, когда пчелы добывают их нектар разбойничьим способом, прогрызая отверстия сквозь венчик; многие виды, можно думать, должны были бы быть истреблены этим путем. Но здесь, как это является обычным повсюду в природе, имеется тенденция к восстановлению равновесия. Если растение страдает от того, что оно продырявливается, то оно будет давать меньшее число особей, и если

* Fr. Darwin, «Nature», 8 янв. 1874, стр. 189.

их нектар является очень важным для пчел, последние, в свою очередь, будут страдать и численно уменьшаться; но гораздо более эффективным является то, что как только растение станет довольно редким и перестанет расти сплошными массами, пчелы не будут уже дальше получать стимула к прогрызанию отверстий в цветках и будут проникать в них нормальным путем. В этом случае будет образовываться больше семян, и сеянцы, являясь продуктом перекрестного опыления, будут отличаться мощностью, так что вид будет стремиться численно возрастать, чтобы затем снова подвергнуться задержке в своем численном возрастании, как только растение опять будет расти сплошными массами.

ГЛАВА XII

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

Доказано, что перекрестное опыление оказывает полезное действие, а самоопыление — вредное. — Родственные виды сильно различаются между собою по тем способам, посредством которых облегчается перекрестное опыление и избегается самоопыление. — Благоприятное действие и вред этих двух процессов зависят от степени дифференциации половых элементов. — Вредное действие не обусловливается комбинированием болезненных тенденций, наблюдавшихся у родителей. — Природа условий, которым подвергаются растения в том случае, когда они растут рядом друг с другом в природной обстановке или в культуре, и действие подобных условий. — Теоретические соображения относительно взаимодействия дифференцированных половых элементов. — Практические уроки. — Происхождение двух полов. — Близкое соответствие между действием, производимым перекрестным опылением и самоопылением, с одной стороны, и легитимными и иллегитимными соединениями гетеростильных растений — с другой, по сравнению с соединениями гибридными.

Первое и наиболее важное заключение, которое можно сделать из наблюдений, изложенных в настоящем томе, — это то, что перекрестное опыление обыкновенно оказывает благоприятное действие, а самоопыление — часто вредное, по крайней мере у тех растений, с которыми я экспериментировал. Является ли долго продолжающееся самоопыление вредным для всех растений — это представляет другой и трудный вопрос. На достоверность этих заключений указывает разница в высоте, в весе, в конституциональной силе и в плодовитости потомства от перекрестноопыленных и самоопыленных цветков, а также в числе семян, образованных родительскими растениями. В отношении второго из двух положений, именно того, что самоопыление часто является вредным, мы имеем многочисленные доказательства. Строение цветка у таких растений, как *Lobelia ramosa*, *Digitalis purpurea* и т. д., делает помощь насекомых почти необходимым условием для их опыления, и если помнить о большей силе действия пыльцы, взятой от другой особи, по сравнению с пыльцой этой же самой особи, то [необходимо будет притти к выводу, что] подобные растения должны были почти наверное перекрестно опыляться на протяжении многих или всех предыдущих поколений. Так дело должно обстоять у капусты и различных других растений, разновидности которых почти всегда опыляются между собой перекрестно, если они выращиваются совместно, исключительно благодаря большей силе действия посторонней пыльцы. Этот же самый вывод может быть сделан с еще большей уверенностью в отношении таких, например, растений, как Reseda и Eschscholtzia, стерильных при опылении своей собственной пыльцой и плодовитых при опылении пыльцой какой-либо другой особи. Эти различные растения

должны были поэтому опыляться перекрестно на протяжении длинного ряда предыдущих поколений, и искусственное перекрестное опыление в моих опытах не могло повысить мощность потомства, по сравнению с мощностью его родителей. Поэтому различие между самоопыленными и перекрестноопыленными растениями, выращенными мной, не может быть приписано превосходству перекрестноопыленных сеянцев, а должно быть приписано более слабому развитию самоопыленных сеянцев, обусловленному вредным действием самоопыления.

Несмотря на то вредное влияние, которое испытывают на себе многие растения в результате самоопыления, при благоприятных условиях они могут размножаться таким путем на протяжении многих поколений, как доказывают некоторые из моих опытов и в особенности факт существования, по крайней мере в течение полувека, одних и тех же разновидностей обыкновенного гороха и душистого горошка. Это же самое заключение, вероятно, остается в силе и по отношению ко многим другим экзотическим растениям, которые никогда не опыляются перекрестно или же очень редко опыляются таким способом у нас в стране. Но все эти растения, поскольку они были подвергнуты испытанию, извлекают большую выгоду от скрещивания со свежей линией. Многие виды, несущие мелкие и незаметные цветки, в течение дня вовсе не посещаются насекомыми или посещаются ими очень редко, и Герман Мюллер делает вывод, что они должны всегда или почти всегда самоопыляться. Но доказательство представляется мне недостаточным, до тех пор, пока не будет возможности показать, что подобные цветки не посещаются ночью каким-либо из многочисленных видов мелких ночных бабочек. На основании того простого факта, что эти мелкие цветки распускаются, и того, что некоторые из них выделяют нектар, представляется вероятным, что они, по крайней мере изредка, посещаются ночными насекомыми и опыляются между собою перекрестно. Весьма желательно, чтобы кто-нибудь опылил перекрестно и самоопылил подобные растения и сравнил бы рост, высоту и плодовитость потомства. Достопочтенный Г. Генсло * отмечает, что растения, чрезвычайно широко распространившиеся в новые страны, благодаря деятельности человека, и растущие там чрезвычайно мощно, обыкновенно имеют мелкие и незаметные цветки; так как он предполагает, что эти цветки всегда самоопыляются, то делает вывод, что этот процесс отнюдь не может быть вредным для растений. Он думает, что «до тех пор, пока растение является самоопылителем, оно остается в том же самом состоянии и сохраняет свои средние типичные высоту, вес и плодовитость [дословно: свой средний стандарт], *но не вырождается каким-либо путем*. Оно не может получить пользы, так как оно не может ввести что-либо новое в свою систему, пока оно живет на одном и том же месте; поэтому результаты его [т. е. самоопыления] *отрицательны*.»[99] Однако, если самоопыляющиеся растения могут

* М-р Генсло (Henslow) опубликовал тщательно составленный критический разбор настоящего труда в «Gardeners' Chronicle» с 13 января по 5 мая 1877, также в «Science and Art» 1 мая 1877, стр. 77; цитата взята из последнего журнала. Я изменил некоторые места в настоящей книге и постарался сделать более ясными другие—под влиянием критики м-ра Генсло, но я никоим образом не могу согласиться со многими из его выводов. Я воспользовался также талантливым критическим разбором Германа Мюллера (H. Müller) в «Kosmos», апрель 1877, стр. 57.

переселяться и таким образом получать новые свойства от новой, свежей окружающей среды, то *в этом случае* они могут приобрести удивительную силу и даже вытеснить туземную растительность страны, в которую они вторглись». Согласно этому взгляду, мужские и женские половые элементы должны в подобных случаях дифференцироваться под воздействием новых условий, и это не кажется невероятным, судя по замечательному действию измененных условий на репродуктивную систему Abutilon и Eschscholtzia.

Небольшое число растений, например, *Ophrys apifera*, благодаря своему строению почти наверное в природных условиях размножалось на протяжении тысяч поколений, ни разу не опылившись перекрестно, и получат ли такие растения выгоду от скрещивания со свежей линией — неизвестно. Но подобные случаи не должны заставить нас сомневаться в том, что, как общее правило, перекрестное опыление оказывает благоприятное действие, а самоопыление вредное,[100] подобно тому, как существование растений, размножающихся в природных условиях бесполым путем, т. е. исключительно корневищами, столонами и т. д.* (их цветки никогда не образуют семян), не должно заставлять нас сомневаться в том, что семенное поколение должно иметь какое-то крупное преимущество, поскольку размножение семенами является общим законом, которому следует природа. Размножался ли тот или иной вид бесполым путем с очень отдаленного времени, разумеется, нет возможности установить. Единственное средство для составления по этому предмету какого-либо суждения — это учесть продолжительность существования сортов наших плодовых деревьев, которые в течение долгого времени размножались прививкой и окулировкой. Эндрью Найт утверждал раньше, что при этих обстоятельствах они всегда ослабевают, но это заключение горячо оспаривалось другими. Современный компетентный судья, профессор Аза Грей,** склоняется на сторону Эндрью Найта, взгляд которого кажется мне на основании тех данных, которые я был в состоянии собрать, наиболее вероятным, несмотря на многочисленные противоречащие факты.

В отношении первого из двух положений, [приведенных] в начале настоящей главы, именно, что перекрестное опыление обыкновенно оказывает благоприятное действие, мы точно так же имеем превосходное доказательство. Растения Ipomoea опылялись между собою перекрестно на протяжении девяти последовательных поколений; затем они были снова опылены между собою перекрестно и одновременно скрещены с растением свежей линии, т. е. растением, перенесенным из другого сада; потомство этого последнего скрещивания относилось по высоте к перекрестноопыленным между собою растениям десятого поколения, как 100 : 78, и по плодовитости — как 100 : 51. Аналогичный опыт с Eschscholtzia дал сходный результат в отношении плодовитости. Ни в том, ни в другом случае ни одно из растений не было продуктом самоопыления. Растения Dianthus самоопылялись в течение трех поколений и это, без сомнения, было вредно; но когда эти растения были опылены пыльцой свежей линии и пыльцой перекрестноопыленных между собой растений

* Я привел многочисленные примеры в «Variation under Domestication», гл. XVIII, 2 изд., т. II, стр. 152. [См. настоящее издание, том 4].

** «Darwiniana: Essays and Reviews pertaining to Darwinism», 1876, стр. 338.

этой же самой линии, наблюдалось большое различие по плодовитости между двумя группами сеянцев и некоторая разница в их высоте. Петуния представляет почти параллельный случай. Удивительное действие скрещивания со свежей линией у многих других растений можно видеть в таблице С. Было опубликовано также несколько сообщений* о необычайном росте сеянцев от скрещивания между двумя разновидностями одного и того же вида; относительно некоторых из этих разновидностей было известно, что они никогда не самоопыляются; таким образом, здесь не могло играть роли ни самоопыление, ни родство, хотя бы в отдаленной степени. Мы можем поэтому заключить, что два упомянутых выше положения верны,— именно, что перекрестное опыление оказывает обыкновенно благоприятное действие на потомство, а самоопыление — часто вредное.

То, что некоторые растения, например, *Viola tricolor*, *Digitalis purpurea*, *Sarothamnus scoparius*, *Cyclamen persicum* и др., перекрестно опылявшиеся естественным путем на протяжении многих или всех предшествующих поколений, страдают в очень сильной степени от однократного акта самоопыления,— является удивительным фактом. Вредное действие не зависит в соответствующей степени от того, что пыльца самоопыленных родителей действует неэффективно на рыльца тех же самых цветков, так как в случае Ipomoea, Mimulus, Digitalis, Brassica и т. д. самоопыленные растения приносили обильный урожай семян; тем не менее, растения, выращенные из этих семян, были заметно ниже во многих отношениях по сравнению с их перекрестноопыленными братьями. С другой стороны, у Reseda и Eschscholtzia наиболее самостерильные особи испытывали благоприятное действие в меньшей степени при перекрестном опылении, чем испытывали его наиболее самофертильные особи. У животных не наблюдалось, чтобы заметное вредное действие следовало бы за близко родственным разведением в немногих первых поколениях; но мы должны при этом вспомнить, что наиболее тесное близкородственное разведение, какое только возможно у животных, именно скрещивание между братьями и сестрами, нельзя считать хотя бы приблизительно таким же близкородственным соединением, каким является соединение пыльцы и семяпочек одного и того же цветка. Возрастает ли у растений вредное действие самоопыления в последующих поколениях — пока неизвестно. Но из моих опытов мы можем заключить, что возрастание вредного влияния, если оно и наблюдается, является далеко не быстрым. После того как растения размножались путем самоопыления на протяжении нескольких поколений, однократное скрещивание со свежей линией восстанавливает их первоначальную мощь, и мы имеем вполне аналогичный результат у наших домашних животных.** Благоприятное действие перекрестного опыления передается растениями следующему поколению и, если судить по сортам обыкновенного гороха, то и многим последующим поколениям. Но, может быть, здесь дело заключается просто в том, что перекрестноопыленные растения первого поколения чрезвычайно мощны и передают свою мощность, подобно любому иному признаку, своим потомкам.

* См. «Variation under Domestication», гл. XIX, 2 изд., т. II, стр. 159. [См. настоящее издание, том 4].

** Там же, гл. XIX, 2 изд., т. II, стр. 159.

Средства, предназначенные для того, чтобы облегчить перекрестное опыление и предотвращать самоопыление или, наоборот, способствовать самоопылению и предотвращать в известной мере перекрестное опыление, изумительно разнообразны; замечательно, что они сильно различаются у близко родственных между собой растений,* — у видов одного и того же рода, а иногда у особей одного и того же вида. Нередко можно найти гермафродитные растения и растения с разделенными полами в пределах одного и того же рода; весьма обыкновенным является случай, когда некоторые из видов являются дихогамными, а у других половые элементы созревают одновременно. Дихогамный род Saxifraga содержит протерандричные и протерогиничные виды.** Многие роды включают как гетеростильные (диморфные и триморфные формы), так и гомостильные виды. Ophrys представляет замечательный пример, где один вид явно приспособил свое строение к самоопылению, а другие виды столь же явно приспособили свое строение к перекрестному опылению. Некоторые из относящихся к одному и тому же роду видов являются совершенно стерильными, а другие — совершенно фертильными при опылении своей собственной пыльцой. По этим разнообразным причинам мы часто находим в пределах одного и того же рода виды, не образующие семян при устранении насекомых, тогда как другие виды этого же рода дают их в этом случае в изобилии. Некоторые виды имеют клейстогамные цветки, которые не могут быть опылены перекрестно, равно как и совершенные цветки, в то время как другие виды этого же самого рода никогда не образуют клейстогамных цветков. Некоторые виды существуют в двух формах, из которых одна имеет заметные цветки, приспособленные к перекрестному опылению, другая — малозаметные цветки, приспособленные к самоопылению, тогда как другие виды в пределах этого же самого рода представлены всего лишь одной формой. Даже у особей одного и того же вида степень самостерильности сильно варьирует, как, например, у Reseda. У полигамных растений распределение полов различается у особей одного и того же вида. Относительные сроки созревания половых элементов в одном и том же цветке различаются у разновидностей Pelargonium; Карьер приводит различные случаи,*** показывающие, что эти сроки изменяются в зависимости от температуры, которой подвергались растения.

Это необычайное разнообразие в средствах, способствующих или препятствующих перекрестному опылению и самоопылению у близко родственных форм, зависит, вероятно, от того, что последствия того или другого процесса являются чрезвычайно полезными для вида, но прямо противоположным образом, и зависят от изменяющихся условий. Самоопыление обеспечивает образование большого запаса семян; необходимость или преимущество большого запаса семян будет определяться средней продолжительностью жизни растения, которая в большой мере зависит от того, в какой степени подвергаются гибели семена и сеянцы. Эта гибель происходит от самых различных и изме-

* Гильдебранд в своих ценных наблюдениях над оплодотворением злаков сильно настаивает на действии этих приспособлений: Hildebrand, «Monatsbericht K. Akad. Berlin», окт. 1872, стр. 763.
** Dr. Engler, «Bot. Zeitung», 1868, стр. 833.
*** Carrière, «Des Variétés», 1865, стр. 30.

няющихся причин, таких, например, как присутствие животных различных видов и произрастание окружающих растений. Возможность перекрестного опыления зависит, главным образом, от присутствия и количества определенных насекомых, часто от насекомых, принадлежащих к особым группам, и от того, в какой степени они привлекаются к цветам одного какого-либо вида больше, чем к другим цветам,— словом, зависит от обстоятельств, которые все способны легко изменяться. Кроме того, преимущества, проистекающие от перекрестного опыления, сильно различаются у разных растений, так что является вероятным, что родственные растения часто будут в неодинаковой степени испытывать выгодные последствия перекрестного опыления. При этих чрезвычайно сложных и колеблющихся условиях, когда должны быть достигнуты две до некоторой степени противоположные цели, именно обеспечение распространения вида и получение перекрестноопыленного сильного потомства,— неудивительно, что родственные формы обнаруживают крайнее разнообразие в тех средствах, которые способствуют достижению той или другой из этих двух целей. Если самоопыление, как имеется основание подозревать, является в некоторых отношениях благоприятным, хотя более чем уравновешивается преимуществами, проистекающими от скрещивания со свежей линией, то проблема становится еще более сложной.

Так как я только дважды проводил опыт не на одном, а на нескольких видах, относившихся к одному и тому же роду, то я не могу сказать, различаются ли у различных видов внутри одного и того же рода потомства от перекрестного опыления по степени своего превосходства над своими самоопыленными собратьями; на основании того, что я наблюдал у двух видов Lobelia и у особей одного и того же вида Nicotiana, я мог бы, однако, ожидать, что во многих случаях дело обстоит именно таким образом. Виды, относящиеся к различным родам одного и того же семейства, несомненно, различаются в этом отношении. Действие, производимое перекрестным опылением и самоопылением, может ограничиваться либо ростом, либо плодовитостью потомства, но обычно распространяется на оба эти свойства. Повидимому, не существует близкого соответствия между степенью, в какой цветки вида приспособлены к перекрестному опылению, и той степенью, в какой их потомство получает выгоду от этого процесса; но мы легко можем ошибиться в данном вопросе, так как существует два средства для обеспечения перекрестного опыления, внешне неразличимых, именно — самостерильность и более сильное оплодотворяющее действие [prepotent fertilising influence] пыльцы другой особи.[101] Наконец, в одной из предыдущих глав было показано, что действие, производимое перекрестным опылением и самоопылением на плодовитость родительских растений, не всегда соответствует действию, производимому ими на высоту, мощность и плодовитость потомства этих растений. Это же самое замечание приложимо к перекрестноопыленным и самоопыленным сеянцам в том случае, когда последние употребляются в качестве родительских растений. Это отсутствие соответствия, вероятно, зависит, по крайней мере отчасти, от того, что число образуемых семян определяется, главным образом, числом пыльцевых трубок, достигающих семяпочек, а последнее регулируется реакцией между пыльцой и выделениями рыльца или между пыльцой и тканями рыльца, тогда как рост и конституциональная

сила потомства будут определяться, главным образом, не только числом пыльцевых трубок, достигающих семяпочек, но природой реакции между содержимым пыльцевых зерен и семяпочек.

Имеется еще два других важных заключения, которые можно сделать на основании моих наблюдений. Во-первых, что преимущества от перекрестного опыления не являются следствием какой-то таинственной силы, проистекающей от одного только соединения двух различных особей, но являются следствием того, что подобные особи подвергались на протяжении предыдущих поколений различным условиям, или следствием того, что они изменились тем путем, который обычно называется произвольным; таким образом, как в том, так и в другом случае их половые элементы должны были в известной степени претерпеть диффегенциацию. Во-вторых, что неблагоприятное действие самоопыления является следствием отсутствия подобной дифференциации половых элементов. Эти два положения вполне установлены моими опытами. Так, когда растения Ipomoea и Mimulus, самоопылявшиеся на протяжении семи предыдущих поколений и содержавшиеся все время в одних и тех же условиях, были перекрестно опылены между собою, потомство их не получило от перекрестного опыления ни малейшей выгоды. Mimulus представляет другой поучительный случай, показывающий, что благоприятное действие перекрестного опыления зависит от предшествующего обращения с прародителями; растения, подвергавшиеся самоопылению на протяжении восьми предыдущих поколений, были опылены пыльцой растений, опылявшихся перекрестно между собою в течение того же самого числа поколений, причем все они держались по возможности в одних и тех же условиях; сеянцы от этого опыления выращивались в условиях конкуренции с другими сеянцами, происшедшими от того же самого самоопыленного материнского растения, скрещенного со свежей линией; последние сеянцы относились к первым по высоте, как 100 к 52, и по плодовитости — как 100 к 4. В точности параллельный опыт был проведен с Dianthus, с той разницей, что растения самоопылялись лишь на протяжении трех предыдущих поколений, причем результаты были сходными, хотя и не столь резко выраженными. Предыдущие два случая, в которых потомство Ipomoea и Eschscholtzia, происшедшее от скрещивания со свежей линией, в такой же самой степени превосходило перекрестноопыленные между собою растения старой линии, в какой последние превосходили самоопыленное потомство, — в сильной степени подтверждают это же самое заключение. Скрещивание со свежей линией или другой разновидностью, повидимому, всегда оказывает в сильной степени благоприятное действие, независимо от того, опылялись ли материнские растения на протяжении многих предыдущих поколений между собою перекрестно или же самоопылялись. Тот факт, что перекрестное опыление между двумя цветками на одном и том же растении не приносит пользы, либо приносит лишь очень незначительную пользу, также является серьезным подтверждением нашего заключения; ибо половые элементы в цветках одного и того же растения редко могут претерпеть дифференциацию, хотя это и возможно, поскольку цветочные почки в известном смысле являются различными индивидуумами, иногда изменяющимися и отличающимися друг

от друга по строению или конституции. Таким образом, положение, согласно которому благоприятное действие перекрестного опыления зависит от того, что растения, опыляющиеся между собою перекрестно, подвергались на протяжении предыдущих поколений несколько различным условиям, или от того, что они изменились по какой-то неизвестной причине таким образом, будто бы они подвергались таким условиям, — получило надежное подтверждение со всех сторон.

Прежде чем перейти к дальнейшему положению, следует упомянуть о взгляде, который поддерживался многими физиологами, именно, что весь вред от слишком близкого родственного разведения животных и, без сомнения, как они сказали бы, вред от самоопыления растений является результатом усиления какой-то болезненной тенденции или слабости конституции, присущей обоим близко родственным между собою родителям или двум полам гермафродитных растений. Несомненно, вредные последствия нередко возникали именно по этой причине, но было бы тщетно пытаться распространить этот взгляд на многочисленные случаи, приведенные в моих таблицах. Следует припомнить, что одно и то же материнское растение подвергалось как самоопылению, так и перекрестному опылению, так что в том случае, если бы оно было нездоровым, оно передало бы половину своих болезненных задатков своему потомству от перекрестного опыления. Но для опыта были выбраны растения, казавшиеся совершенно здоровыми. Некоторые из них росли дико, либо представляли непосредственное потомство диких растений, или, наконец, являлись обыкновенными хорошо развитыми садовыми растениями. Принимая во внимание число испытанных видов, было бы по меньшей мере абсурдом предполагать, что во всех этих случаях материнские растения, несмотря на то, что они не выглядели в каком-либо отношении больными, были слабы или нездоровы особенным образом, что сказалось в том, что их самоопыленные сеянцы в количестве многих сот стали уступать по высоте, весу, конституциональной силе и плодовитости их перекрестноопыленному потомству. Кроме того, это представление не может быть распространено на ясно выраженные преимущества, которые, как показывает мой опыт, неизменно проистекают в результате перекрестного опыления между собою особей одной и той же разновидности, либо особей разных разновидностей, если эти особи подвергались в продолжение некоторого числа поколений действию различных условий.

Ясно, что если две группы растений подвергались на протяжении нескольких поколений действию различных условий, это может и не повести к благоприятным результатам при скрещивании этих растений между собой, если при этом не подверглись воздействию их половые элементы. То, что каждый организм подвергается до известной степени влиянию изменения окружающей его среды, не будет, я полагаю, оспариваться. Едва ли есть необходимость приводить доказательства этого положения; мы можем заметить разницу между отдельными растениями одного и того же вида, росшими в несколько более затененных или более солнечных, более сухих или же более влажных местах. Растения, размножавшиеся в течение нескольких поколений в различных климатах или в различные времена года, передают по наследству своим сеянцам различные конституции. При таких

обстоятельствах химическое строение их соков и природа их тканей часто видоизменяются.* Могут быть приведены и многие другие подобные же факты. Коротко говоря, каждое изменение функции какой-либо части, вероятно, связано с каким-то соответствующим, хотя часто совершенно незаметным, изменением в строении или составе.

Все то, что действует каким-либо образом на организм, имеет тенденцию равным образом оказывать воздействие и на его половые элементы. Мы видим это на примере наследования вновь приобретенных изменений, таких, например, как изменения, возникающие в результате усиленного употребления или неупотребления какой-либо части, или даже изменений, возникающих в результате увечий, если последние сопровождались болезнью.** Мы имеем обильные доказательства того, как чувствительна репродуктивная система к измененным условиям, в многочисленных примерах, когда животные становились бесплодными вследствие того, что попадали в неволю; в этом случае они не спариваются или, если спариваются, то не производят потомства, хотя неволя может быть далеко не полной; подобным же доказательством служат и растения, сделавшиеся бесплодными под влиянием культуры. Но едва ли какие-либо другие случаи доставляют более поразительное доказательство того, какое могущественное действие оказывает на половые элементы изменение жизненных условий, чем случаи, которые были уже приведены ранее и в которых растения, являющиеся вполне самостерильными в одной стране, будучи перенесены в другую, приносят даже в первом поколении обильное количество семян от самоопыления.

Но допустив, что измененные условия оказывают воздействие на половые элементы, можно задать вопрос, как могут два или большее число растений, растущих в непосредственной близости друг от друга у себя на родине либо в саду, подвергнуться неодинаковому воздействию, поскольку казалось бы, что они находятся в точности в одних и тех же условиях? Хотя этот вопрос уже рассматривался раньше, он заслуживает дальнейшего рассмотрения с различных точек зрения. В моих опытах с *Digitalis purpurea* некоторые цветки на дикорастущем растении были самоопылены, а другие были опылены пыльцой от другого растения, росшего на расстоянии двух или трех футов от первого. Перекрестноопыленные и самоопыленные растения, выращенные из полученных таким образом семян, образовали цветочные стебли, относившиеся друг к другу по числу, как 100 к 47, и по средней высоте, как 100 к 70. Следовательно, скрещивание между этими двумя растениями было в высшей степени благоприятным; но каким образом их половые элементы могли дифференцироваться под влиянием воздействия различных условий? Если прародители этих двух растений жили на одном и том же месте в течение последних двадцати поколений и никогда не скрещивались с каким-либо растением, находившимся за пределами расстояния в несколько футов,

* Многочисленные случаи вместе с соответствующими литературными ссылками приведены в «Variation under Domestication», гл. XXIII, 2 изд., т. II, стр. 264. Что касается животных, то мистер Брекенридж ясно показал (B r a c k e n r i d g e, «A Contribution to the Theory of Diathesis», Edinburgh, 1869), что различные органы животных возбуждаются к различным степеням активности различиями в температуре и пище и становятся до известной степени к ним приспособленными.

** «Variation under Domestication», гл. XII, 2 изд., т. I, стр. 466.

то, по всей вероятности, их потомство должно было быть приведено в то же самое состояние, как и некоторые из растений в моих опытах, например, перекрестноопыленные между собою растения девятого поколения Ipomoea, или самоопыленные растения восьмого поколения Mimulus, или потомство цветков одного и того же растения,—и в этом случае перекрестное опыление между двумя растениями Digitalis не оказало бы благоприятного действия. Но семена часто далеко распространяются естественными способами, и одно из упомянутых двух растений, либо растение одного из предшествующих поколений, могло быть занесено издалека, из более тенистого или более солнечного, более сухого или более влажного места, или с другого рода почвы, содержащей другие органические или неорганические вещества. Мы знаем из превосходных исследований м-ров Лоуса и Гильберта,* что различные растения требуют и потребляют очень различное количество неорганического вещества. Но количество этого вещества в почве не будет, вероятно, составлять для отдельных особей какого-либо одного вида растений столь большой разницы, как можно было бы первоначально ожидать; ибо окружающие виды с разнообразными потребностями, существуя в бо̀льших или меньших массах, будут обнаруживать тенденцию удерживать каждый вид в своего рода равновесии в отношении всего того, что он может извлекать из почвы. Таким же образом дело должно обстоять даже в отношении влаги во время засушливых сезонов, а как могущественно влияние небольшого избытка или недостатка влаги в почве на присутствие и распределение растений, часто ясно проявляется на старых полях, оставленных под пастбища, которые сохраняют еще следы первоначальных гребней и борозд. Тем не менее, поскольку относительные количества окружающих растений в двух соседних местах редко бывают в точности одними и теми же, особи одного и того же вида будут находиться в несколько различных условиях в отношении всего того, что они могут поглощать из почвы. Поразительно, как сильный рост одной группы растений влияет на другие растения, растущие вперемежку с ними; я предоставил возможность отрасти растениям на участке дерна, низко скашивавшемся в течение нескольких лет и по своим размерам несколько превышавшем квадратный ярд, и из двадцати видов девять было этим путем совершенно истреблено, но обусловливалось ли это всецело тем, что отросшие виды отняли пищу у других, я не знаю.

Семена часто лежат в почве в покоящемся состоянии в течение нескольких лет и прорастают, будучи каким-либо образом, например, роющими животными, перенесены близко к поверхности. Вероятно, на них должно было оказать действие уже одно то обстоятельство, что они долго лежали в покоящемся состоянии, так как садовники считают, что это оказывает влияние на образование махровых цветков и плодов. Кроме того, семена, которые созревали во время различных сезонов, должны были подвергаться в течение всего периода своего развития воздействию различных степеней теплоты и влажности.

В предыдущей [XI] главе было показано, что пыльца часто переносится насекомыми с растения на растение на значительные

* Lawes and Gilbert, «Journal of the Royal Agricultural Soc. of England», т. XXIV, часть I.

расстояния. Поэтому один из родителей или прародителей наших двух растений Digitalis мог скреститься с находившимся на некотором расстоянии растением, росшим в несколько отличных условиях. Растения, скрещенные таким образом, часто образуют необыкновенно большое число семян; поразительный пример такого рода доставляет упоминавшаяся ранее Bignonia, опыленная Фрицем Мюллером пыльцой от нескольких соседних растений и почти не завязавшая семян; но когда она была опылена пыльцой растения, находившегося на некотором расстоянии, то оказалась в высокой степени плодовитой. Сеянцы от скрещивания подобного рода растут с большой силой и передают свою мощность своим потомкам. Поэтому последние в борьбе за существование будут обычно одерживать верх и истреблять сеянцы растений, которые долго росли близко друг от друга в одних и тех же условиях, и будут, таким образом, обнаруживать тенденцию распространяться.

Когда скрещиваются две разновидности, обнаруживающие хорошо заметные отличия, их потомки в более поздних поколениях сильно отличаются друг от друга по внешним признакам; это обусловливается усилением или исчезновением некоторых из этих признаков и появлением вновь первоначальных признаков путем реверсии, и таким же образом дело будет обстоять, как мы можем быть в этом почти уверены, и в конституции половых элементов, [лишь] с какими-либо небольшими различиями. Как бы то ни было, мои опыты показывают, что скрещивание между растениями, которые долгое время находились почти, хотя и не вполне, в одних и тех же условиях, является наиболее могущественным из всех средств сохранения некоторой степени дифференциации в отношении половых элементов, что явствует из превосходства в позднейших поколениях перекрестноопыленных между собою сеянцев над сеянцами самоопыленными. Тем не менее, продолжительное скрещивание между собою растений, подвергавшихся подобному воздействию, имеет тенденцию сводить на-нет подобную дифференциацию, как это можно заключить по понижению благоприятного действия, возникающего в результате перекрестного опыления подобных растений между собою, в сравнении с благоприятным действием, которое оказывает скрещивание со свежей линией. Я могу добавить, что представляется вероятным, что семена приобрели свои бесчисленные любопытные приспособления к широкому распространению * не только для того, чтобы сеянцы получили возможность находить таким образом новые и подходящие местообитания, но и для того, чтобы особи, которые долгое время подвергались действию одних и тех же условий, могли иногда скрещиваться со свежей линией.

На основании приведенных выше различных соображений, мы можем, я полагаю, притти к заключению, что в упомянутом выше случае с Digitalis и даже в случаях с растениями, которые росли на протяжении тысяч поколений в одном и том же районе, как это должно было часто происходить с видами, имеющими очень ограниченное распространение, мы склонны переоценивать степень, в которой особи подвергались действию абсолютно одинаковых условий. По крайней мере,

* См. прекрасный трактат профессора Гильдебранда [Hildebrand] «Verbreitungsmittel der Pflanzen», 1873.

нет трудности к принятию той точки зрения, что подобные растения находились в достаточно различных условиях для того, чтобы они могли дифференцировать свои половые элементы; ибо мы знаем, что растение, которое размножалось на протяжении нескольких поколений в другом саду в том же самом районе, служит в качестве свежей линии и имеет высокую оплодотворяющую силу. Любопытные случаи, при которых растения могут оплодотворять любую другую особь того же самого вида и могут быть оплодотворены ими, но являются вполне стерильными при опылении своей собственной пыльцой, становятся понятными, если правилен предположительно высказываемый здесь взгляд, а именно, что особи одного и того же вида, растущие в природных условиях поблизости друг от друга, на самом деле не подвергались на протяжении многих предыдущих поколений действию вполне одинаковых условий.

Некоторые натуралисты допускают, что у всех живых существ имеется врожденная тенденция изменяться и прогрессировать в отношении своей организации независимо от внешних воздействий; эти натуралисты будут объяснять, я полагаю, таким путем те небольшие отличия, которые характеризуют все особи одного и того же вида как по внешним признакам, так и по конституции, равно как и более крупные различия в обоих отношениях между близко родственными разновидностями. Нельзя найти двух совершенно одинаковых особей; так, если мы посеем некоторое количество семян из одной и той же коробочки при возможно одинаковых условиях, они всходят с различной скоростью и растут с большей или меньшей силой. Они обнаруживают неодинаковую устойчивость к холоду и другим неблагоприятным условиям. По всей вероятности, на них оказал бы несколько неодинаковое действие один и тот же яд или одна и та же болезнь, как это наблюдается, как мы знаем, у животных одного и того же вида. Они обладают различной силой * передачи своих признаков своему потомству; можно было бы привести еще много аналогичных фактов. Таким образом, если бы было верно, что растения, растущие рядом друг с другом в природных условиях, подвергались на протяжении многих предыдущих поколений действию совершенно одних и тех же условий, то различия, подобные только что приведенным, были бы совершенно необъяснимыми, но они являются до известной степени понятными, если согласиться с только что выдвинутыми воззрениями.

Так как большинство растений, с которыми я вел опыты, выращивалось в моем саду или же в горшках под стеклом, то следует добавить несколько слов относительно условий, которым они подвергались, так же как и относительно влияния культуры. Когда вид впервые вводится в культуру, то может подвергнуться или не подвергнуться перемене климата, но он всегда растет в этом случае на взрытой и более или менее удобренной почве; он избавляется также от конкуренции с другими растениями. Первостепенная важность последнего обстоятельства доказывается тем, что очень многие виды прекрасно себя чувствуют и размножаются в саду, но не могут существовать, если их не защищать от других растений. Если они

* Вильморен, цитировано по Верло (Verlot, «Des Variétés», стр. 32, 38, 39).

избавлены таким путем от конкуренции, они способны добывать из почвы, часто, вероятно, даже в избытке, все то, в чем они нуждаются, и таким образом они подвергаются действию сильно измененных условий. Вероятно, главным образом в силу этой причины, все растения, за редкими исключениями, изменяются после того, как они культивировались на протяжении нескольких поколений. Особи, которые начали уже изменяться, будут опыляться между собою перекрестно при помощи насекомых, и это объясняет чрезвычайное разнообразие, которое обнаруживают многие из наших давно культивируемых растений. Но следует заметить, что результат будет в широкой степени обусловливаться степенью их изменчивости и частотой перекрестных опылений; ибо в том случае, когда растение изменяется очень мало, подобно большинству видов в природных условиях, часто перекрестные опыления приводят к однообразию признаков.

Я пытался показать, что у растений, естественно произрастающих в одном и том же районе, каждая особь должна подвергаться действию несколько различных условий, за исключением того необычайного случая, когда каждая особь окружена в точности одним и тем же относительным количеством других видов, из которых каждый обладает определенной способностью к поглощению. Это неприложимо к особям одного и того же вида, в том случае, когда они культивируются в свободной от сорняков почве в одном и том же саду. Но если их цветки посещаются насекомыми, они будут опыляться между собою перекрестно; подобное перекрестное опыление на протяжении значительного числа поколений даст в итоге достаточную степень дифференциации половых элементов этих растений для того, чтобы перекрестное опыление оказывало полезное действие. Кроме того, семена часто получаются путем обмена или приобретаются из других садов, имеющих другую почву; этим путем особи одного и того же культивируемого вида будут подвергаться изменению окружающих условий. Если цветки не посещаются нашими местными насекомыми, либо посещаются ими очень редко, как это имеет место у обыкновенного гороха, у душистого горошка и, по всей видимости, у табака в том случае, когда его держат в теплице, то какая-либо дифференциация половых элементов, вызванная перекрестным опылением, будет иметь тенденцию к исчезновению. Повидимому, это произошло с только что упомянутыми растениями, так как на них не оказывало благоприятного действия перекрестное опыление между собою, хотя скрещивание со свежей линией оказывало на них благоприятное действие в сильной степени.

Я был приведен к только что выдвинутым воззрениям относительно причин дифференциации половых элементов и изменчивости наших садовых растений результатами моих разнообразных опытов, особенно четырьмя случаями, в которых чрезвычайно непостоянные виды, после того, как они самоопылялись и выращивались на протяжении многих поколений в чрезвычайно сходных условиях, стали образовывать цветки однородной и постоянной окраски. Условия, в которых находились эти растения, были почти теми же самыми, каким подвергаются растения, растущие в саду, свободном от сорняков, если эти растения размножаются семенами, полученными от самоопыления на этом же самом месте. Однако растения в горшках подвергались менее резким климатическим изменениям, по сравнению с растениями,

росшими на открытом воздухе; но условия, в которых они находились, хотя и были совершенно однородными для всех особей одного и того же поколения, несколько отличались друг от друга в последующих поколениях. И, однако, при этих обстоятельствах половые элементы растений, которые скрещивались между собою в каждом поколении, в течение нескольких лет удерживали достаточную дифференциацию для того, чтобы их потомство превосходило потомство от самоопыления; но это превосходство постепенно, но явно уменьшалось, как это выявилось в разнице результатов при скрещивании с одним из перекрестно опылявшихся между собою растений и при скрещивании со свежей линией. Эти перекрестноопыленные между собою растения обнаруживали в небольшом числе случаев тенденцию становиться в отношении некоторых своих внешних признаков более однородными, чем они были сначала. Что касается растений, которые самоопылялись в каждом поколении, то их половые элементы, по всей видимости, потеряли через несколько лет всю дифференциацию, так как перекрестное опыление между ними принесло пользы не больше, чем перекрестное опыление между цветками одного и того же растения. Но еще более замечателен тот факт, что несмотря на то, что сеянцы Mimulus, Ipomoea, Dianthus и Petunia, которые были выращены в первый раз, чрезвычайно сильно варьировали по окраске своих цветков, их потомство, после того как оно подвергалось самоопылению и выращивалось на протяжении нескольких поколений в однородных условиях, стало приносить цветки, почти такие же однородные по окраске, как цветки дикого вида. В одном случае и сами растения стали замечательно однородными по высоте.

Тот вывод, что благоприятное действие перекрестного опыления всецело зависит от дифференциации половых элементов, совершенно гармонирует с тем фактом, что случайное небольшое изменение жизненных условий является благотворным для всех растений и животных.* Но потомство от скрещивания между организмами, которые подвергались действию различных условий, показывает на себе благоприятный результат этого в несравненно большей степени, чем это обнаруживают молодые или старые особи от одного только изменения условий их существования. В последнем случае мы никогда не видим чего-либо похожего на тот эффект, который обычно возникает в результате скрещивания с другой особью, особенно в результате скрещивания со свежей линией. Быть может, этого можно было ожидать заранее, так как слияние половых элементов двух дифференцированных особей должно влиять на всю конституцию в очень ранний период жизни, в тот период, когда организация [вновь возникшего организма] является в высшей степени гибкой. Более того, мы имеем основание считать, что измененные условия обыкновенно действуют неодинаково на различные части или органы одного и того же индивидуума;** если мы далее допустим, что эти уже несколько дифференцировавшиеся части действуют друг на друга, то гармония между благоприятным действием, которое оказывают на особь

* Я привел достаточные доказательства по этому пункту в «Variation under Domestication», гл. XVIII, т. II, 2 изд., стр. 127. [См. настоящее издание, том 4].

** См., например, Brackenridge, «Theory of Diathesis», Edinburgh, 869.

измененные условия, и благоприятным действием, обусловленным взаимодействием дифференцированных половых элементов, станет еще более близкой.

Шпренгель — этот удивительно точный наблюдатель, который первый показал, какую важную роль играют насекомые в опылении цветов, — назвал свою книгу «Раскрытая тайна природы», и, однако, он только в некоторых случаях видел, что целью, для которой были приобретены столь многочисленные и красивые приспособления, являлось перекрестное опыление разных растений; он ничего не знал относительно тех выгод, которые этим путем получает потомство в отношении роста, мощности и плодовитости.[102] Но завеса, скрывающая тайну, далеко еще не поднята, пока мы не будем в состоянии ответить на вопрос, почему выгодно, чтобы половые элементы являлись дифференцированными до известной степени, и почему, если эта дифференциация пойдет еще дальше, возникают вредные последствия. Необычаен тот факт, что у многих видов, даже произрастающих в своих естественных условиях, цветки, опыленные своей собственной пыльцой, абсолютно или в известной степени стерильны; если их опылить пыльцой из другого цветка того же самого растения, то они в некоторых случаях, хотя и редко, бывают несколько более фертильными; при опылении их пыльцой от другой особи или разновидности того же вида они оказываются вполне фертильными; но если их опылить пыльцой от другого вида, то они обнаруживают все возможные степени стерильности, вплоть до полной стерильности. Мы имеем, таким образом, длинный ряд с полной стерильностью на двух его концах; на одном конце этого ряда стерильность обусловливается тем, что половые элементы не дифференцировались в достаточной степени, а на другом конце — тем, что они дифференцировались в слишком большой степени или дифференцировались каким-либо своеобразным способом.

Оплодотворение какого-либо из высших растений зависит в первую очередь от взаимодействия пыльцевых зерен с выделением рыльца или с его тканями, а позже — от взаимодействия содержимого пыльцевых зерен и семяпочек. Обоим взаимодействиям, если судить по возрастанию плодовитости родительских растений и по увеличению силы роста у потомства, благоприятствует некоторая степень дифференциации элементов, которые взаимодействуют и соединяются воедино таким образом, что образуют новый организм.[103] Здесь мы имеем некоторую аналогию с химическим сродством или притяжением, которое начинает действовать лишь между атомами и молекулами различной природы. По замечанию профессора Миллера: «Говоря в общей форме, чем больше различие в свойствах двух тел, тем сильнее их стремление к химическому взаимодействию... Но между телами сходного характера стремление к соединению является слабым».* Последнее положение хорошо согласуется со слабым действием собственной пыльцы растения на плодовитость материнского растения и на рост потомства; а первое положение хорошо согласуется с сильным воздействием, какое оказывает в обоих этих отношениях пыльца, взя-

* Miller, «Elements of Chemistry» 4 изд., 1867, ч. I, стр. 11. Д-р Франкленд сообщил мне, что подобный взгляд на химическое сродство является общераспространенным среди химиков.

тая от особи, которая дифференцировалась в результате того, что была подвергнута действию измененных условий, или в результате так называемой произвольной изменчивости. Но если мы обратимся к отрицательному или к слабому действию, которое оказывает пыльца одного вида на другой вид, отличный от первого, то провести аналогию в этом случае нет возможности; ибо, несмотря на то, что некоторые весьма отличные друг от друга вещества, например, углерод и хлор, и имеют между собою весьма слабое сродство, однако мы не можем сказать, что слабость сродства зависит в подобных случаях от той степени, в какой эти вещества различаются между собою. Почему известная степень дифференциации является необходимой или благоприятной для химического сродства или соединения двух веществ, известно не больше, чем то, почему подобная же степень дифференциации является необходимой или благоприятной для оплодотворения или соединения двух организмов.

М-р Герберт Спенсер подверг весьма подробному обсуждению весь этот вопрос и, установив, что повсюду в природе все силы стремятся к равновесию, замечает, что «необходимость этого соединения семенной клетки и зародышевой клетки есть необходимость нарушения этого равновесия и восстановления активных молекулярных изменений в освободившемся зародыше, — результат, который, вероятно, осуществляется путем слияния слегка различающихся между собой физиологических единиц несколько различающихся индивидуумов».* Но мы не должны допускать, чтобы это широкое обобщение или аналогия с химическим сродством скрыли от нас наше незнание. Мы не знаем, какова природа или какова степень дифференциации половых элементов, которая является благоприятной для их соединения, и что является вредным для этого соединения, как в том случае, когда дело идет об отличающихся друг от друга видах. Мы не можем сказать, почему особи определенных видов при скрещивании испытывают его благоприятное действие в сильной, а другие в очень слабой степени. Имеется небольшое число видов, которые подвергались самоопылению на протяжении громадного числа поколений и, однако, являются достаточно сильными для того, чтобы успешно выдерживать конкуренцию со множеством окружающих растений. Иногда среди растений, которые подвергались самоопылению и выращивались при однородных условиях на протяжении нескольких поколений, возникают в высокой степени самофертильные разновидности. Мы не можем составить себе представления, почему преимущества, проистекающие в результате скрещивания, касаются иногда исключительно вегетативной системы, а иногда только репродуктивной, но обычно и той и другой вместе. В такой же мере непонятно, почему некоторые особи одного и того же вида при опылении своей собственной пыльцой являются стерильными, в то время как другие — вполне фертильными; почему перемена климата понижает

* H. Spencer, «Principles of Biology», т. I, стр. 274, 1864. В моем «Происхождении видов», опубликованном в 1859 году, я говорил о благоприятном действии, [возникающем] вследствие небольших изменений жизненных условий и перекрестного оплодотворения, и о вредном действии, [возникающем] вследствие больших изменений жизненных условий и скрещивания сильно отличающихся между собою форм (т. е. видов), как о ряде фактов, «связанных воедино какой-то общей, но неизвестной связью, которая имеет существенное отношение к [самому] принципу жизни».

или повышает стерильность самостерильных видов, и почему особи некоторых видов оказываются при опылении пыльцой других видов даже более фертильными, чем при опылении своей собственной пыльцой. И так же дело обстоит со многими другими фактами, которые являются настолько неясными, что мы стоим в благоговении перед тайной жизни.

С практической точки зрения, полеводы и садоводы могут коечему научиться из тех выводов, к которым мы пришли. Во-первых, мы видим, что вредное действие от близкородственного разведения животных и от самоопыления растений не зависит обязательно от склонности к заболеванию или от слабости конституции, свойственных обоим родственным между собою родителям, и лишь косвенно зависит от их родства, поскольку они имеют склонность походить друг на друга во всех отношениях, в том числе и в отношении своей половой природы. И, во-вторых, выгоды, проистекающие от перекрестного опыления, зависят от того, что половые элементы родителей в некоторой степени дифференцировались благодаря тому, что их прародители подвергались действию неодинаковых условий, или от того, что они были скрещены с особями, подвергавшимися действию подобных условий, или, наконец, от того, что мы называем в своем незнании произвольной изменчивостью. Следовательно, тот, кто желает скрестить близко родственных между собою животных, должен содержать их в возможно различных условиях. Небольшое число животноводов, руководствуясь своей острой наблюдательностью, поступало согласно этому принципу и содержало линии одних и тех же животных в двух или большем числе хозяйств, удаленных друг от друга и расположенных в различных условиях. Затем они спаривали особей из этих хозяйств, получая при этом превосходные результаты.* Этот же самый метод бессознательно применялся во всех тех случаях, когда самцы, выращенные в одном месте, одалживались в качестве производителей животноводам в другие места. Так как некоторые виды растений страдают значительно больше от самоопыления, чем другие, то то же самое, вероятно, имеет место и у животных при слишком близком родственном разведении. Влияние близкородственного разведения на животных, если опять-таки судить по растениям, должно выражаться в падении общей силы, включая плодовитость, без непременной потери высоких достоинств формы, и, повидимому, это является обычным результатом.

У садоводов является обычным приемом получать семена из другого места, имеющего совершенно иную почву, чтобы тем самым избежать выведения растений на протяжении длинного ряда поколений в одних и тех же условиях; но для всех видов, которые легко опыляются между собою перекрестно с помощью насекомых или ветра, было бы несравненно лучшим методом получать семена нужной разновидности, выращивавшейся на протяжении нескольких поколений в настолько различных условиях, насколько только это представляется возможным, и высевать их чередующимися рядами с семенами, полученными в прежнем саду. Обе эти линии будут затем

* «Variation of Animals and Plants under Domestication», гл. XVII, 2 изд., т. II, стр. 98, 105. [См. настоящее издание, том 4].

скрещиваться друг с другом с полным слиянием всей их организации, без потери чистоты сорта, и это даст гораздо более благоприятные результаты, чем простой обмен семян. Мы видели в моих опытах, как удивительно выигрывало в отношении высоты, выносливости и плодовитости потомство от скрещиваний этого типа. Например, растения Ipomoea, скрещенные таким образом, относились к перекрестноопыленным между собою растениям той же самой линии, с которыми они росли во взаимной конкуренции, как 100 к 78 по высоте и как 100 к 51 по плодовитости; растения Eschscholtzia при сравнении в подобных же условиях относились друг к другу по плодовитости, как 100 к 45. По сравнению с самоопыленными растениями результаты являются еще более поразительными; так, растения капусты, происшедшие от скрещивания со свежей линией, относились по весу к самоопыленным растениям, как 100 к 22.

Цветоводы могут узнать из четырех подробно описанных случаев, что в их власти закрепить каждое мимолетное видоизменение окраски, если они будут опылять цветы желательного для них образца на протяжении полудюжины поколений их собственной пыльцой и выращивать сеянцы в одних и тех же условиях. Но необходимо тщательно предотвращать скрещивание с какой-либо другой особью этой же самой разновидности, так как каждая особь имеет свою особенную конституцию. Представляется вероятным, что после двенадцати самоопыленных поколений новая разновидность будет оставаться константной даже в том случае, если она будет выращиваться в несколько различных условиях; не будет больше необходимости принимать меры против перекрестного опыления между особями этой разновидности.[104]

По отношению к человеку, мой сын Георг сделал попытку установить путем статистического исследования, * являются ли браки между двоюродными братьями и сестрами вредными, хотя это такая степень родства, которая при скрещивании наших домашних животных не встретила бы возражений; на основании своих собственных исследований и исследований д-ра Митчелла, он пришел к тому заключению, что доказательства вреда, причиняемого этим путем, противоречивы, но в целом указывают, что этот вред очень невелик. На основании приведенных в настоящей книге фактов мы можем заключить, что у человека браки между близкородственными лицами, некоторые из родителей и предков которых жили в очень различных условиях, будут значительно менее вредными, чем браки между лицами, которые всегда жили в одном и том же месте и вели один и тот же образ жизни. Я не вижу также оснований сомневаться в том, что очень различный образ жизни мужчин и женщин у цивилизованных наций, особенно в высших классах, будет иметь тенденцию уравновешивать вредные последствия браков между здоровыми и находящимися в довольно близком родстве лицами.[105]

С теоретической точки зрения является некоторым приобретением для науки знание того, что бесчисленные структуры у гермафродитных растений и, вероятно, у гермафродитных животных

* [G. Darwin], «Journal of Statistical Soc.», июнь 1875, стр. 153, и «Fortnightly Review», июнь 1875.

являются специальными приспособлениями для обеспечения происходящего изредка скрещивания между двумя особями, и что преимущества, проистекающие от подобного скрещивания, всецело зависят от того, что соединяющиеся живые организмы и их прародители имели половые элементы, претерпевшие некоторую дифференциацию; в результате этого зародыш испытывает на себе благоприятное действие подобно тому, как испытывает его и взрослое растение или животное в результате небольшого изменения в их жизненных условиях, но в гораздо большей степени.

Из моих наблюдений может быть сделан другой и более важный вывод. Яйца и семена служат превосходным средством для распространения видов; но мы теперь знаем, что плодущие яйца могут производиться без участия самца. Существует также много других способов, при помощи которых организмы могут размножаться бесполым путем. Почему в таком случае развились два пола, и почему существуют самцы, которые не в состоянии сами производить потомство? Ответ на это, как я в этом почти не сомневаюсь, заключается в той большой выгоде, которая проистекает от слияния двух несколько дифференцированных особей, и, за исключением наиболее низко стоящих организмов, это возможно лишь при помощи половых элементов, так как последние состоят из клеток, отделяющихся от тела, содержащих в себе зачатки каждой части организма и способных полностью сливаться друг с другом.

В настоящей книге было показано, что потомство от соединения двух различных особей, особенно если их прародители подвергались действию очень различных условий, имеет огромное преимущество по высоте, весу, конституциональной силе и плодовитости над самоопыленным потомством каждого из родителей. И этот факт вполне достаточен для того, чтобы объяснить происхождение половых элементов, т. е. генезис двух полов.

Другой вопрос — почему два пола иногда соединены в пределах одной и той же особи, а иногда разделены. Так как у некоторых низших растений и животных конъюгация двух особей, которые являются либо вполне сходными, либо в некоторой степени отличными друг от друга, представляет обычное явление, то кажется вероятным, как отмечено в предыдущей главе, что оба пола были раздельными с самого начала. Особь, которая получает содержимое другой, может быть названа женской, а другая, которая часто бывает меньших размеров и более подвижной, может быть названа мужской, хотя эти половые обозначения едва ли следует применять и тогда, когда все содержимое двух форм слилось уже в одно целое. Цель, которая достигается тем, что оба пола оказываются совмещенными в пределах одной и той же гермафродитной формы, вероятно, состоит в том, чтобы сделать возможным случайное или частое самооплодотворение в целях обеспечения размножения вида, в особенности у организмов, прикрепленных в течение всей жизни к одному и тому же месту. Повидимому, не представляет большой трудности понять, как организм, образовавшийся путем конъюгации двух особей, которые представляли два зарождающихся пола, мог путем почкования дать начало сперва однодомной, а затем гермафродитной форме; а у животных даже без посредства почкования мог дать начало гермафродитной форме, так как билатеральное строение животных указывает, быть

может, на то, что первоначально они произошли путем слияния двух особей.

Более трудной является проблема, почему некоторые растения и, по всей видимости, все высшие животные после того, как они сделались гермафродитными, позже снова стали раздельнополыми. Это разделение полов некоторые натуралисты приписывали тем выгодам, которые проистекают от физиологического разделения труда. Этот принцип является понятным в том случае, когда один и тот же орган должен одновременно выполнять разные функции; но неясно, почему мужские и женские железы в том случае, когда они расположены в различных частях одной и той же сложной или простой особи, не могут выполнять свои функции так же хорошо, как в том случае, когда они принадлежат двум разным особям. В некоторых случаях оба пола могли быть снова отделены друг от друга в целях предотвращения частого самооплодотворения; но это объяснение не представляется вероятным, поскольку та же цель могла бы быть достигнута и более простыми средствами, например, путем дихогамии. Возможно, что продукция мужских и женских репродуктивных элементов и созревание яиц являлось слишком большим напряжением и сопровождалось слишком большим расходованием жизненной силы для одной особи, чтобы она могла это выдержать в том случае, когда она обладает очень сложной организацией; возможно также, что не было необходимости, чтобы все особи производили детенышей, и что вследствие этого не возникло никакого ущерба, а, наоборот, получилась польза от того, что половина особей, именно мужские особи, перестали производить потомство.

Имеется другой вопрос, на который приведенные в этой книге факты проливают некоторый свет, именно гибридизация. Общеизвестно, что в том случае, когда скрещиваются разные виды растений, за очень редкими исключениями они дают семян меньше нормального числа. Это бесплодие варьирует у различных видов, доходя до такой полной стерильности, что не образуется даже пустых коробочек; и все экспериментаторы нашли, что на это бесплодие оказывают большое влияние те условия, действию которых подвергаются скрещиваемые виды. Собственная пыльца растения действует гораздо более сильно, по сравнению с пыльцой какого-либо другого вида, в результате чего, если поместить ее на рыльце через некоторое время после того, как на него была нанесена чужая пыльца, всякое действие последней вполне уничтожается.[106] Известно также, что не только родительский вид, но и полученные от него гибриды являются более или менее стерильными, и что их пыльца часто находится в более или менее недоразвитом состоянии. Степень стерильности различных гибридов не всегда строго соответствует степени трудности скрещивания родительских форм. Когда гибриды способны размножаться путем скрещивания между собою, то их потомки являются более или менее стерильными и часто становятся еще более стерильными в последующих поколениях; но до сих пор во всех подобного рода случаях применялось близкородственное разведение. Иногда более стерильные гибриды по своему росту являются очень карликовыми и имеют слабую конституцию. Можно привести и другие факты, но для нас достаточно и этих. Прежде натуралисты приписывали все эти последствия скрещивания тому, что различие между видами коренным

образом отличается от различия между разновидностями того же самого вида, и до сих пор еще некоторые натуралисты держатся этого мнения.

Результаты моих опытов по самоопылению и перекрестному опылению особей или разновидностей одного и того же вида поразительно аналогичны только что приведенным результатам, хотя и в обратном смысле. У большинства видов цветки, опыленные своей собственной пыльцой, дают меньше семян, иногда намного меньше, чем цветки, опыленные пыльцой от другой особи или разновидности. Некоторые самоопыленные цветки совершенно стерильны; но степень их стерильности в широкой мере определяется условиями, которым подвергались родительские растения, как это было ясно показано на примере Eschscholtzia и Abutilon. Действие пыльцы от того же самого растения уничтожается более сильным влиянием пыльцы от другой особи или разновидности, несмотря на то, что последняя могла быть нанесена на рыльце на несколько часов позже. Потомки самоопыленных цветов сами являются более или менее стерильными, иногда стерильными в высокой степени, и их пыльца находится иногда в несовершенном состоянии; но я не встречал случая полной стерильности у самоопыленных сеянцев, как это является столь обыкновенным у гибридов. Степень стерильности самоопыленных сеянцев не соответствует степени стерильности родительских растений при их первом самоопылении. Потомство самоопыленных растений страдает в отношении высоты, веса и конституциональной мощности чаще и в большей степени, чем страдает гибридное потомство большинства скрещиваемых видов. Пониженная высота передается следующему поколению, но я не установил, сохраняет ли это положение свою силу и в отношении пониженной плодовитости.

В другом месте я показал,* что, скрещивая различными путями диморфные и триморфные гетеростильные растения, которые принадлежат к одному и тому же бесспорному виду, мы получаем другой ряд результатов, в точности параллельных результатам, получаемым при скрещивании различных видов. Растения, опыленные иллегитимно пыльцой другого растения, принадлежащего к той же самой форме, дают меньше, часто намного меньше семян, чем они дают их в том случае, когда они опыляются легитимно пыльцой растения, принадлежащего к другой форме. Иногда они не дают семян, не образуют даже пустых коробочек, подобно виду, опыленному пыльцой, принадлежащей другому роду. На степень стерильности оказывают большое влияние условия, которым подвергались растения. Пыльца от другой формы обладает гораздо более сильным действием по сравнению с пыльцой от той же самой формы, несмотря на то, что первая может быть нанесена на рыльце на много часов позже. Потомки от скрещивания между растениями одной и той же формы являются более или менее стерильными, подобно гибридам, и имеют пыльцу, находящуюся в более или менее недоразвитом состоянии, и некоторые из сеянцев являются такими же бесплодными и карликовыми, как и наиболее бесплодные гибриды. Они напоминают гибриды также и во многих других отношениях, подробно пере-

* «The Different Forms of Flowers on Plants of the same species», 1877, стр. 240. [См. настоящее издание, том 7, стр. 189].

числять которые здесь нет необходимости, например в том, что их стерильность не соответствует по своей степени стерильности родительских растений, в том, что последние обнаруживают неодинаковую стерильность при реципрокных скрещиваниях, и в том, что стерильность варьирует у сеянцев, полученных из одной и той же семенной коробочки.

Мы имеем, таким образом, два больших класса случаев, дающих результаты, самым поразительным образом соответствующие результатам, получающимся при скрещивании так называемых настоящих и обособленных видов. Что касается различия между сеянцами, выведенными из перекрестноопыленных и самоопыленных цветков, то имеются убедительные доказательства, что это всецело зависит от того, диффенцировались ли в достаточной мере половые элементы родителей в результате того, что они подвергались действию различных условий, или в результате произвольной изменчивости. Каким образом растения превратились в гетеростильные — вопрос неясный, но представляется вероятным, что две или три формы первоначально приспособились для взаимного опыления, т. е. для перекрестного опыления, путем изменения их тычинок и пестиков в отношении длины, и что впоследствии их пыльца и семяпочки взаимно приспособились; бо́льшая или меньшая стерильность какой-либо формы при опылении пыльцой от той же самой формы является случайным результатом.* Как бы то ни было, две или три формы гетеростильного вида принадлежат к одному и тому же виду столь же несомненно, как принадлежат к нему два пола какого-либо вида. Поэтому мы не имеем права утверждать, что стерильность видов при их первом скрещении и стерильность их гибридного потомства определяется какой-то причиной, коренным образом отличающейся от той, которая определяет стерильность особей как обычных, так и гетеростильных растений, когда они скрещиваются различными способами. Тем не менее, я знаю, что потребуются многие годы для устранения этого предрассудка.

Едва ли в природе существует что-либо более удивительное, чем чувствительность половых элементов к внешним влияниям и чем тонкость их взаимного сродства. Мы усматриваем это в том, что небольшие изменения в жизненных условиях являются благоприятными для плодовитости и мощности родителей, в то время как некоторые другие, притом небольшие изменения делают их совершенно стерильными без какого-либо заметного вреда для их здоровья. Мы видим, как чувствительны должны быть половые элементы тех растений, которые являются вполне стерильными при опылении своей собственной пыльцой, но фертильными при опылении пыльцой какой-либо другой особи того же самого вида. Подобные растения становятся более или менее самостерильными, если их подвергнуть действию измененных условий, хотя изменение условий может быть отнюдь не большим. На семяпочки гетеростильного триморфного растения оказывает очень различное действие пыльца трех групп тычинок, принадлежащих к одному и тому же виду. У обычных растений пыльца от другой разновидности, или просто от другой особи

* Этот предмет подвергся обсуждению в моих «Different Forms of Flowers» и т. д., стр. 260—268. [См. настоящее издание, том 7, стр. 201—206].

той же самой разновидности, часто оказывает гораздо более сильное действие, по сравнению со своей собственной пыльцой, в том случае, когда та и другая пыльца наносятся одновременно на одно и то же рыльце. В тех больших семействах растений, которые содержат много тысяч родственных видов, рыльце каждого из них отличает с безошибочной точностью свою собственную пыльцу от пыльцы каждого другого вида.

Не может быть сомнения в том, что стерильность разных видов, когда они скрещиваются в первый раз, и стерильность их гибридного потомства зависят исключительно от природы или сродства их половых элементов. Мы усматриваем это в отсутствии близкого соответствия между степенью стерильности и размерами внешнего отличия у скрещиваемых видов, и еще более ясно — в большей разнице результатов реципрокного скрещивания одних и тех же двух видов, т. е. в том случае, когда A опыляется пыльцой B, а затем B опыляется пыльцой A. Имея в виду только что сказанное относительно крайней чувствительности и тонких соотношений сродства репродуктивной системы, почему мы должны удивляться тому, что половые элементы тех форм, которые мы называем видами, дифференцировались таким образом, что они неспособны или способны лишь в слабой степени действовать друг на друга? Мы знаем, что обычно виды жили при одних и тех же условиях и удерживали свойственные им характерные признаки на протяжении гораздо более длинного периода, чем разновидности. Долго длящееся приручение устраняет, как я показал в своей «Изменчивости в одомашненном состоянии», взаимную стерильность, которую почти всегда обнаруживают при скрещивании между собой обособленные виды, недавно взятые из природных условий, и мы можем, таким образом, понять тот факт, что наиболее отличающиеся друг от друга породы животных не обнаруживают взаимной стерильности. Но применимо ли это к культурным сортам растений — неизвестно, хотя некоторые факты указывают на то, что применимо. Устранение стерильности путем долго длившегося приручения, быть может, можно приписать изменяющимся условиям, которым подвергались наши домашние животные, и без сомнения, этой же самой причиной обусловливается то, что они выдерживают сильные и внезапные перемены их жизненных условий с гораздо меньшей потерей плодовитости, чем дикие виды. На основании этих различных соображений представляется вероятным, что различие во взаимном сродстве половых элементов разных видов, от которого зависит их неспособность к взаимному скрещиванию, обусловливается тем, что эти виды на протяжении очень долгого времени привыкли каждый к своим собственным условиям, и тем, что их половые элементы приобрели таким образом прочно фиксированное сродство. Как бы то ни было, в отношении двух больших классов случаев, которые мы здесь имеем, а именно случаев, относящихся к самоопылению и перекрестному опылению особей одного и того же вида, и случаев, относящихся к иллегитимному и легитимному скрещиванию гетеростильных растений, было бы совершенно неправильно принимать, что стерильность видов, когда они скрещиваются впервые, и стерильность их гибридного потомства указывают на то, что они отличаются каким-то основным образом от разновидностей или особей того же вида.

ЧАРЛЗ ДАРВИН

СТАТЬИ И ЗАМЕТКИ

ПО ВОПРОСАМ ОПЫЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ

1855—1882



ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ, ВЫДЕЛЯЮЩИЕ НЕКТАР *

В составленном Гертнером отчете («Beiträge zur Kenntniss der Befruchtung», стр. 75, 1844) о различных выделяющих нектар органах растений совершенно не упоминается о stipulae [прилистниках] на листьях обыкновенной вики и бобовых. Дважды я наблюдал, как домашние пчелы тысячами усердно посещали маленькие темные (но иногда и бесцветные) железки, [расположенные] на нижней стороне прилистников вики. В жаркий день на каждой железке можно заметить мельчайшую капельку нектара, едва видимую невооруженным глазом, но иногда настолько крупную, что ее сладость уже ощутима. Я видел, как домашняя пчела и пчелы другого вида, мотылек, муравьи и мухи двух родов сосали эти капельки. Домашняя пчела ни разу даже не посмотрела на цветки, а обращала внимание исключительно на прилистники, между тем как в то же самое время шмели двух родов сосали цветки, никогда не посещая прилистники. Я заметил, что в течение трех следующих друг за другом жарких дней домашние пчелы поступали таким образом; но в облачное утро 12-го [июля], после очень дождливого дня накануне, ни одной пчелы не было видно в полдень, между тем как многочисленные шмели сосали цветки; однако в четыре часа пополудни, после того как солнце ярко светило в течение некоторого времени, маленькие сверкающие капельки нектара усеяли все железки, и домашние пчелы, найдя их при помощи своих таинственных средств, во множестве летали по всему полю. Факт выделения нектара органом, совершенно отличным от цветка (хотя другие случаи этого рода и известны), кажется мне представляющим некоторый интерес, так как он показывает, что не могут быть правы те ботаники, которые полагают, что нектар представляет собою специальное выделение, имеющее целью привлечение насекомых к посещению цветков, дабы таким образом помогать их опылению. Вероятно, ни один человек, интересовавшийся этим вопросом, не будет оспаривать того, что в очень многих случаях насекомые [действительно] оказывают таким путем помощь акту оплодотворения; но мы должны, я думаю, рассматривать нектар как выделение, которое лишь случайно (как это часто делает природа) используется для иной, но, тем не менее, важнейшей цели.[1]

Ч. Дарвин

Даун, Фарнборо, Кент.

* [Напечатано в «Gardeners' Chronicle», 21 июля 1855 г., стр. 487.]

ПЧЕЛЫ И ОПЫЛЕНИЕ ФАСОЛИ *

М-р Суэйн в V томе «Horticultural Transactions» говорит между прочим о преимуществе искусственного опыления скороспелой фасоли. Можете вы мне сказать, на какой сорт фасоли он ссылается? (Я полагаю, что на Early Mazagan, но у меня нет определенных данных.) Кто следовал этому плану, и какой он дал результат? Мотив этого вопроса следующий: всякий, кто рассматривал цветок фасоли, вероятно, заметил, каким любопытным образом пестик с его трубчатой лодочкой закручивается наподобие французского рога в левую сторону, если на цветок смотреть спереди. Пчелы, благодаря большей легкости, с которой они могут достигать до обильного нектара с левой стороны, неизменно садятся на левое крылышко [цветка]. Их тяжесть, а также [производимое ими] сосательное усилие опускают этот лепесток, который, будучи прикреплен к лодочке, заставляет пестик выдвинуться. На пестике под рыльцем имеется щеточка тонких волосков, которая, если пестик двигать взад и вперед, сметает пыльцу, уже высыпанную из трубчатой закрученной лодочки, и постепенно толкает ее к рыльцу. Я неоднократно пробовал это делать, слегка двигая крылышко недавно распустившегося цветка. Следовательно, движение пестика, косвенным образом вызываемое пчелами, должно, казалось бы, способствовать опылению цветка его собственной пыльцой, но, кроме последней, пыльца с других цветков фасоли иногда пристает к правой стороне головы и тела пчел, и едва ли она может изредка не оставаться на влажном рыльце, совсем близко от которого, на левой стороне, пчелы неизменно запускают свой хоботок. Полагая, что щеточка на пестике, его закручивающееся движение взад и вперед, его выдвигание с левой стороны и постоянное опускание пчел на ту же сторону не являются случайным совпадением, но связаны с опылением цветка и, быть может, необходимы для него, я осмотрел цветки как раз перед тем, как они распустились. Пыльца в это время уже высыпалась. Однако из того, что пыльца находилась непосредственно под рыльцем и была в слипшемся [состоянии], я сомневаюсь, могла ли она попасть на рыльце без некоторого движения крылышек. Далее, я сомневаюсь, является ли [для этого] достаточным движение, которое может вызвать ветер. Я могу добавить, что все, что я здесь описал, в меньшей степени происходит у *Lathyrus grandiflorus*. Чтобы испытать участие пчел, я в трех

* [Напечатано в «Gardeners Chronicle», 1857, стр. 725, в виде письма в редакцию журнала.]

случаях поместил несколько цветков внутрь бутылок и под марлю. Половину последних [т. е. помещенных под марлю] я совершенно не тревожил. У другой половины я ежедневно двигал левое крылышко точь в точь как это сделала бы пчела при сосании. Ни один из непотревоженных цветков не завязал боба, тогда как большинство цветков (но не все) из тех, которые я двигал и которые не подвергались в других отношениях каким-либо иным воздействиям [по сравнению с непотревоженными] дали прекрасные бобы с хорошими семенами. Я знаю, что этот маленький опыт нужно было бы повторить много раз и, быть может, я сильно ошибаюсь, но я убежден сейчас, что если бы все пчелы в Британии были уничтожены, мы больше не увидели бы ни одного боба на нашей фасоли. Эти факты заставляют меня поинтересоваться, что имел в виду мистер Суэйн, когда упомянул о хороших результатах искусственного опыления скороспелой фасоли. Меня удивляет также, что разновидности фасоли могут быть выращены чистыми, когда они растут близко одна от другой. Я бы ожидал, что они будут скрещены пчелами, приносящими пыльцу с других разновидностей, и я был бы крайне обязан за всякую информацию по этому вопросу со стороны ваших корреспондентов. Поскольку я упомянул про пчел, стоит привести небольшой факт, удививший меня. Однажды я впервые увидел несколько больших шмелей, посещавших ряды моей высокой красной фасоли. Они сосали не в зеве цветка, а прокусывали дырочки в чашечке и таким образом извлекали нектар. Я следил за этим с некоторым вниманием, так как хотя и весьма обычно видеть шмелей, сосущих нектар у многих сортов цветков через уже сделанную дырочку, я не очень часто видел их во время акта прокусывания. Так как этим шмелям приходилось прокусывать дырочку почти в каждом цветке, было ясно, что это был первый день, когда они посетили мою фасоль. До того я ежедневно следил в течение нескольких недель, и часто по нескольку раз в день, за медоносными пчелами и всегда видел их сосущими в зеве цветка. Здесь наступает любопытный момент: уже на следующий день после того, как шмели прокусили дырки, все медоносные пчелы без исключения летели прямо к чашечке и сосали через прокусанную дырку вместо того, чтобы садиться на левое крыло, и это они продолжали делать в течение многих дней. Но как пчелы узнали, что сделаны дырки? Повидимому, об инстинкте здесь не может быть и речи, так как фасоль является экзотическим растением. Дырочки с любой стороны были едва заметны и совершенно не видны со стороны зева цветка, куда пчелы до сих пор неизменно садились. Я сомневаюсь, чтобы они руководились более сильным запахом нектара, исходящим из прокусанных отверстий, ибо я обнаружил, что срезывание нижних, полосатых лепестков у маленькой синей лобелии, которую пчелы предпочитают больше всего, обмануло их. Повидимому, они принимали изуродованные цветки за увядшие и пролетали мимо, не обращая на них внимания. Я сильно склоняюсь поэтому к мысли, что медоносные пчелы видели шмелей за работой и, хорошо понимая, что́ те делали, тотчас же разумно воспользовались более коротким путем, проложенным таким образом к нектару.

Ч. Дарвин

Даун, Бромлей, Кент,
18 октября [1857 г.].

ОБ УЧАСТИИ ПЧЕЛ В ОПЫЛЕНИИ МОТЫЛЬКОВЫХ РАСТЕНИЙ И О СКРЕЩИВАНИИ ФАСОЛИ *

В краткой заметке, опубликованной мною по этому вопросу в прошлом году,** я утверждал, что пчелы всегда садятся на левое крыло [цветков] красной фасоли и таким образом опускают его, что приводит в движение трубчатую, спирально загнутую лодочку, заставляя выдвинуться пестик. На пестике имеется щеточка из волосков, которые при повторном движении лодочки выметают пыльцу на рыльцевую поверхность. Это сложное приспособление заставило меня предположить, что для опыления цветка необходимы пчелы. В соответствии с этим я заключил несколько цветков в бутылки и под сетку из марли, причем те из них, которые не приводились каким-либо образом в движение, не образовали ни одного боба, тогда как некоторые из цветков, которые я шевелил, подражая пчелам, дали хорошие бобы. Но тогда я считал, что опыт был произведен в слишком незначительном масштабе, чтобы ему можно было доверять. В этом году непосредственно перед самым раскрыванием цветков я покрыл ряд фасоли от трех до четырех футов длиною большим мешком из очень тонкой сетки. По виду растений ничто не могло бы заставить меня предположить, чтобы это было в каком-либо отношении вредным для их оплодотворения, и я полагаю, что этому заключению можно поверить, так как некоторые из тех цветков, которые я шевелил наподобие того, как это делают пчелы, образовали такие же хорошие бобы, какие можно было найти и на непокрытых рядах.

В результате покрытые растения образовали к 13 августа только тридцать пять бобов, причем ни разу двух бобов на одном и том же цветоносе, тогда как соседние непокрытые ряды были увешаны кистями бобов. Когда растения были открыты, оказалось, что на них оставалось еще много цветков, и через несколько дней после того любопытно было видеть, какое множество образовалось бобов, свисавших кистями по три и по четыре вместе, как только пчелы получили доступ к цветкам. Семнадцатого августа я опять накрыл сеткой более поздний посев. Накрытые растения образовали теперь девяносто семь бобов, возникших на семидесяти четырех цветоносах, из чего явствует, что один и тот же цветонос часто давал более одного боба. На этот раз я оставил несобранными бобы с непокрытого ряда фасоли одинаковой длины; на нем было 292 боба, или как раз в три раза больше, чем на покрытых растениях. Если принять это число как мерило для сравнения с первым опытом,— что, однако, вряд ли справедливо, так как мой садовник думает, что второй посев был урожайнее первого,—то на непокрытых рядах бобов образовалось в восемь с лишком раз больше, чем на покрытых. Фасоль посещается часто трипсом, а так как у некоторых других растений я, действительно, видел, что трипс, выпачканный в пыльце, оставлял по нескольку зерен на рыльце, то вполне возможно, что это могло способствовать опылению покрытых цветков.

* [Напечатано в «Gardeners' Chronicle», 13 ноября 1858 г., стр. 828—829, и перепечатано в «The Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany, and Geology», 3d series, vol. II, pp. 459—465, London, 1858.]

** [См. предыдущую статью: «Пчелы и опыление фасоли».]

У обыкновенных бобов нет такой ясной зависимости между устройством цветка и посещением пчел; тем не менее, когда на крылья цветка садятся эти насекомые, они заставляют изогнутый под прямым углом пестик и пыльцу выдвинуться сквозь щель в лодочке. Меня вынудило испытать действие, оказываемое и на это растение покрытием его [сеткой], заявление, сделанное несколько лет тому назад на страницах «Gardeners' Chronicle», относительно того, что прокусывание пчелами дырочек в чашечке цветка ради более легкого получения нектара наносит урожаю вред. Автор отнес это за счет повреждения завязи, что, я уверен, неправильно. Однако я считал возможным, что оплодотворение было бы менее совершенным, как только пчелы перестали бы опускаться на крылья цветка. В соответствии с этим, покрыв семнадцать растений как раз перед раскрыванием цветков, я шевелил некоторые цветки, чтобы убедиться, что на растениях под сеткой могли быть и действительно образовались очень хорошие бобы, содержавшие полное среднее число семян. Эти семнадцать растений образовали тридцать шесть бобов. Однако не менее восьми из них, будучи хорошо сформированными, тем не менее не содержали ни одного семени. Эти тридцать шесть бобов все вместе содержали лишь сорок семян, и, если исключить пустые бобы, то каждый дал в среднем менее полутора семени. С другой стороны, в соседнем ряду семнадцать непокрытых растений, посещаемых пчелами, образовали сорок пять бобов, причем все содержали семена, общим числом 135, или, в среднем, как раз по три семени на каждый боб,— следовательно, непокрытые бобы были почти в три раза плодоноснее покрытых.

В одном из старых номеров «Gardeners' Chronicle» приводится выдержка из новозеландской газеты, в которой выражается большое удивление по поводу того, что ввезенный клевер никогда не давал хорошего завязывания семян, пока не была завезена и медоносная пчела. Это утверждение может быть ошибочным, по крайней мере, как я сейчас покажу, по отношению к Кентерберийскому поселению. Тем не менее оно побудило меня покрыть такой же редкой сеткой один квадратный ярд обыкновенного белого клевера, густо росшего в дерне, а затем я собрал одинаковое число головок с покрытых и непокрытых растений, росших вокруг, которые, как я видел, ежедневно посещались моими пчелами. Я собрал семена в небольшой пакетик, и, насколько я мог подсчитать, [оказалось, что] непокрытые растения образовали семян как раз в десять раз больше, чем покрытые. Грубо говоря, можно сказать, что покрытые головки не образовали ни одного семени.

Lathyrus grandiflorus в нашей стране очень редко посещается пчелами, и из опытов, проведенных мною за два последних лета, а также из опытов, опубликованных в London Magazine, я убедился, что шевеление цветков благоприятствует их оплодотворению, даже если молодой боб и опадает, что очень часто происходит почти тотчас же. Сэр У. Макартур, не знавший о моих опытах, сказал мне, что, как он нашел, в Новом Южном Уэлсе ввезенная Erythrina не давала достаточно бобов, если цветки не подвергались шевелению. По поводу заявления относительно клевера в Новой Зеландии я написал м-ру Суэл в Крайстчерч в Новой Зеландии и запросил его, обильно ли образовывали там семена бобовые растения до появления

пчел, и он самым любезным образом прислал мне список двадцати четырех растений этого отряда, которые обильно образовывали семена до ввоза пчел. А так как он утверждает, что там нет местной пчелы (возможно, что это утверждение относится к пчелам, похожим на медоносную пчелу и на шмелей, так как известны некоторые другие роды, обитающие в Новой Зеландии), то на первый взгляд то обстоятельство, что эти растения обильно образуют семена, кажется совершенно роковым для моей теории. Однако м-р Суэл добавляет, что, по его мнению, три вида похожих на ос насекомых исполняли роль пчел до появления этих последних. К сожалению, он не утверждает определенно, что он видел их сосущими цветки. Далее он приводит поразительное утверждение, что имеется два или три типа кузнечиков, посещающих цветки. Он говорит, что неоднократно наблюдал, как они «освобождали тычинки от лодочки», так что, как ни необычен этот факт, кажется, что кузнечики, несмотря на совершенно отличное устройство своего рта, имеют в Новой Зеландии до некоторой степени привычки пчел. М-р Суэл далее добавляет, что в Новой Зеландии садовые сорта лупина образуют семена не столь обильно, как любое другое бобовое растение. Он говорит: «В течение лета, забавы ради, я освобождал тычинки с помощью булавки, и боб с семенами всегда был наградой за мой труд; соседние же цветки, с которыми не поступали таким образом, оказывались все бесплодными». Тот факт, что лупин в Новой Зеландии не образует свободно семена и теперь, когда пчелы ввезены, может быть объяснен тем, что в Англии, если я могу доверять своей памяти, это растение посещается шмелями, а не медоносными пчелами.[2]

Эти многочисленные факты и вышеприведенные опыты кажутся мне довольно любопытными, так как, учитывая, что мотыльковые цветки являются гермафродитными, имеют обильный запас пыльцы, созревающей ранее раскрытия цветка, и что сам цветок так тщательно закрыт, кто мог бы вообразить, что насекомые играют столь важную роль в их оплодотворении? Я почти не сомневаюсь, что если бы засеять какой-либо округ в Англии семенным клевером в такое время года, когда пчел еще мало, то урожай частично пострадал бы от того, что цветки не приводились в достаточной мере в движение.[3]

Вышеуказанные небольшие опыты не были, однако, испробованы в отношении посредничества насекомых при опылении растения его собственной пыльцой. Много лет тому назад Эндрью Найт выдвинул положение, что ни одно растение не самоопыляется беспрерывно из поколения в поколение. После достаточно тщательного исследования данного вопроса я сильно склонен думать, что это является всеобщим законом природы в растительном и животном царствах. Я хорошо знаю, что здесь имеется несколько трудных моментов, которые кажутся противоречащими этому.

На бобовые с мотыльковыми цветками Паллас и другие указывали как на случай, где перекрестное опыление никогда не может произойти естественным путем. Однако растение, обычно посещаемое насекомыми таким образом, что их волосатые тельца, к которым пыльца легко пристает, приходят в соприкосновение с рыльцем, вряд ли может не получить при случае пыльцу с другого экземпляра того же вида. У всех бобовых пчелы слегка касаются рыльца, и возможность перекрестного опыления была бы весьма значительной для такого растения, у которого

посредничество насекомых является необходимым и для его самоопыления, так как последнее доказывало бы, что растение обычно посещается ими.

Эти соображения натолкнули меня на мысль, что мотыльковые растения должны иногда перекрестно опыляться; тем не менее я должен признать, что на основании тех доказательств, которые я мог собрать, скрещивание между разновидностями, растущими поблизости друг от друга, происходит совсем не так свободно, как я мог бы ожидать. Насколько я знаю, имеются сообщения только о трех или четырех случаях таких скрещиваний. Во всяком случае, я думаю, что семеноводы обычно не практикуют изолированное содержание посевов своих бобовых растений. Вследствие этого в своем кратком сообщении в «Gardeners' Chronicle» я был вынужден в прошлом году задать вопрос, имеется ли у кого-нибудь из читателей журнала какой-либо опыт относительно естественного скрещивания бобов, гороха и т. п. М-р Коу из Ноуль близ Фэрхема, Хентс, самым любезным образом прислал мне несколько образцов и сообщил, что прошлым летом он посадил четыре ряда фасоли «Негритянский карлик» между несколькими рядами белых и коричневых карликовых [сортов], а также неподалеку от нескольких экземпляров красной многоцветковой фасоли. Карликовые он сберег на семена. Он думает, что растения сами по себе не представляли ничего замечательного ни по листве, ни по высоте, ни по цветкам и т. д., и уверен, что все их бобы были одинаковые. Но сами семена представляли собой, как я могу засвидетельствовать на основании присланного мне образца, необыкновенную смесь всех оттенков от светлокоричневого до черного и нескольких белокрапчатых. Чистых «Негров» не было и одной пятой [общего числа] бобов, возможно и еще меньше. Влияние сказалось и на небольшом числе семян рядов белого Харико, но ни на одном семени карликовых коричневых.

Следовательно, мы, повидимому, имеем здесь необычайное явление, описанное Вигманом для нескольких бобовых растений, проверенное в тщательных экспериментах на горохе Гертнером и описанное несколько лет тому назад м-ром Беркли в «Gardeners' Chronicle», и [заключающееся] в том, что пыльца одной разновидности оказала влияние не только на зародыш, но и на оболочку семени, возникшего на [негибридной] матери. Я сказал, что, повидимому, мы имеем здесь явление этого же порядка, потому, что я должен отметить, что м-р Коу прислал мне дюжину [семян] чистой фасоли «Негр», давших в 1857 году эту необычайную смесь. В этом году я посеял их, и хотя [семена] были совершенно сходными между собою, эта дюжина дала растения, различные по окраске цветков и т. д., и семена разных оттенков, так что эти семена, хотя их внешние оболочки и не подверглись воздействию, тем не менее, казалось, являлись результатом скрещивания предыдущего 1856 года.

В этом году я посеял необычайную смесь, выращенную м-ром Коу в 1857 году от четырех рядов фасоли «Негр», которую он считал совершенно чистой, и урожай представляет собою до чрезвычайности разнородную смесь, какую только можно себе представить: каждое растение отличалось от других ростом, листвой, окраской и величиной цветка, временем созревания и цветения, величиной, формой и окраской бобов и семенами всевозможнейших оттенков, какие

только можно себе вообразить, — от черного до бледнокоричневого, некоторые темнофиолетовые, другие слегка крапчатые, и разной величины и формы. Мой садовник заметил, как и м-р Коу на некоторых своих растениях, что отдельные сеянцы, повидимому, скрестились с красной многоцветковой фасолью; одно из моих растений стелилось по земле на протяжении четырех футов, цветки его были белые, а бобы очень длинные, плоские и широкие; семена были розовато-пурпурные и вдвое крупнее семян «Негр». В двух случаях были также коричневые и пурпурные семена в одном и том же бобе. Эти факты, несомненно, указывают на скрещивание с красной многоцветковой фасолью; однако, поскольку последняя обычно рассматривается как другой вид, то я испытываю большое сомнение на этот счет, и нам следует помнить тот хорошо установленный факт, что гибриды часто или даже всегда намного мощнее любого из своих родителей.

М-р Коу отнесся к этому опыту более философски и, разделив свои разнородные семена «Негр» на двенадцать групп по их оттенкам, причем сохранил от каждой понемногу [семян] для образца, посеял их и собрал теперь урожай отдельно. Он любезно прислал мне образцы всех. Разнообразие теперь гораздо большее, чем это было в родительской порции семян в 1857 году. Появились бобы новых окрасок, такие, как чисто белые, ярко фиолетовые, желтые и многие очень пестрые. Ни одна из двенадцати групп не передала своего собственного оттенка всем образованным ею семенам. Тем не менее темные семена определенно дали большее число темных, а светлоокрашенные семена большее число светлоокрашенных. Мраморность, повидимому, наследовалась сильно, но всегда возрастала. Приведу следующий случай наибольшей изменчивости: грязно-коричневое семя, почти промежуточное по оттенку между самым темным и самым светлым, дало образец, который я смог разделить не менее, чем на двенадцать различных оттенков, а именно, чисто-белый, черный, пурпурный, желтый и восемь других оттенков, [промежуточных] между коричневым, шиферным, желтым, пурпурным или черным. Уже говорилось, что в 1857 году небольшое количество [семян] белого Харико, росшего в рядах, которые примыкали к «Неграм», подверглось некоторому влиянию [перекрестного опыления]. М-р Коу посадил несколько таких семян бледнокоричневой или кремовой окраски и прислал мне боб, образованный этой осенью; этот боб содержал два семени вышеназванной окраски и одно бледно-грязно-пурпурно-коричневой окраски.

Теперь можно спросить: вправе ли мы приписать это необычайное количество изменений скрещиванию, ограничивалось ли все скрещивание лишь 1857 годом или нет, и не может ли этот случай быть случаем простой изменчивости? Я думаю, что последнее предположение мы должны отвергнуть, так как, прежде всего, фасоль «Негр» является старым сортом и пользуется репутацией очень константного сорта. Во-вторых, я не думаю, чтобы был известен в литературе случай, когда обширное количество растений одной и той же разновидности все целиком обнаружило бы явление спорта [скачков] в один и тот же период. С другой стороны, то, что [растения сорта] «Негр» были посажены между рядами белой и коричневой фасоли, а также приведенные мною в доказательство важности

посредничества насекомых в оплодотворении фасоли факты, показывающие, как это можно ежедневно наблюдать, сколь беспрерывно цветки посещаются пчелами, сильно поддерживает теорию перекрестного опыления. Кроме того, необычное увеличение изменчивости во втором поколении поразительно подтверждает этот вывод, поскольку чрезвычайная изменчивость потомства от гибридов наблюдалась всеми, уделявшими внимание этому вопросу.

Поскольку семеноводы обычно не принимают никаких предосторожностей, чтобы разъединить свои посевы бобовых растений, можно спросить, чем же мы объясним необычайную интенсивность перекрестного опыления у растений м-ра Коу в 1857 году, которому, казалось, подверглось почти каждое растение в четырех рядах [сорта] «Негр»? Я могу здесь добавить, что в старой статье в «Journal of the Bath Agricultural Society» имеется почти совершенно параллельное сообщение о скрещивании нескольких разновидностей обычной фасоли сплошь на всем поле. Посредничество насекомых действует все время, однако движение венчика обычно ведет лишь к выталкиванию на поверхность рыльца собственной пыльцы цветка, которая созревает одновременно с раскрытием цветка. Даже если пыльца приносится пчелами с другого цветка, то там, где культивируется большое количество растений, шансы благоприятствуют переносу пыльцы с той же самой разновидности.

Я могу объяснить случай м-ра Коу, а также случай, описанный в «Bath Journal», только одним предположением, а именно тем, что по какой-то причине в Ноуле в 1857 году фасоль «Негр» не образовала хорошей пыльцы, или тем, что она созрела позднее обычного. Это, как было указано Гертнером, случается иногда и могло бы объяснить при наличии посредничества насекомых весь этот случай. Считая (а я уверен в этом), что существует закон природы, согласно которому каждое органическое существо должно иногда скрещиваться с другим индивидуумом того же вида, и видя, что устройство мотыльковых цветков ведет к тому, что собственная пыльца растения проталкивается на его же собственное рыльце, я склонен сделать несколько дальнейших предположений. Хорошо известно, я полагаю, что очень близкое родственное скрещивание ведет к бесплодию, по крайней мере среди животных. Кроме того, в отношении растений было установлено, что — вследствие гибридности и других причин — плодовитость мужских органов ослабевает скорее женских, а также, что при скрещивании гибрида в последующих поколениях как с тем, так и с другим родителем мужские органы медленнее восстанавливают свою плодовитость, чем женские. Не можем ли мы в таком случае предположить, что у бобовых растений после длительного периода самоопыления пыльца начинает ослабевать, и тогда, но не ранее этого, растения охотно склонны принять пыльцу какой-либо другой разновидности? Нельзя ли это связать с несомненно ограниченной продолжительностью [существования] сортов и постоянной сменой их новыми у нашего гороха, и было ли это же установлено у фасоли и на континенте?[4]

Эти предположения, быть может, ничего не стоят, однако я решаюсь серьезно просить ваших корреспондентов, которые могли заметить аналогичные факты внезапной и значительной изменчивости среди своих посевов каких-либо бобовых растений (включая

душистый горошек), или случаи, когда эти растения сохранялись чистыми в течение многих последовательных поколений [в условиях] выращивания их поблизости друг от друга, — быть любезными и потрудиться сообщить их в Gardeners' Chronicle, или по следующему адресу: Ч. Дарвин, Даун, Бромлей, Кент.

СОСУТ ЛИ TINEINA И ДРУГИЕ МЕЛКИЕ МОТЫЛЬКИ ЦВЕТКИ, И ЕСЛИ СОСУТ, ТО КАКИЕ ИМЕННО? *

Я видел однажды, как несколько мелких мотыльков *как будто* поедали пыльцу Mercurialis; возможно ли это физически? В течение нескольких лет я наблюдал и более мелкие клеверы, такие, как *Trifolium procumbens*, а также *Vicia hirsuta*, у которой цветки исключительно маленькие, и никогда не замечал на них ни одной пчелы.[5] Однако, как мне известно из опыта, крайне трудно утверждать, что имеется какой-либо сорт растений, который не посещался бы пчелами. Поскольку м-р Бонд сообщил мне, что он часто видел бабочек, посещавших мотыльковые цветки, даже такие мелкие, как цветки трилистника, мне пришло в голову, что мелкие мотыльки могут сосать цветки *T. procumbens* и *V. hirsuta*. По аналогии мы должны думать, что и более мелкие клеверы выделяют нектар, и представляется невероятным, чтобы этот нектар пропадал напрасно. Я сочту за большую любезность, если кто-либо из лепидоптеристов сообщит мне о своем опыте в этой области.**

Чарлз Дарвин

Даун, Бромлей, Кент.

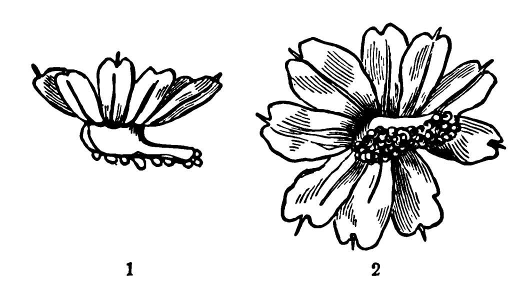
* [Напечатано в «Entomologist's Weekly Intelligencer», т. VIII, стр. 103, 1860.]

** [Ответ редакции журнала «Entomologist's Weekly Intelligencer»: В ответ на вопрос м-ра Дарвина мы должны заметить, что очень многие Tineina имеют хоботки, и что эти придатки естественно употребляются для извлечения нектара цветков. Весьма обычным зрелищем является рой маленьких изящных *Glyphipteryx Fischeriella* вокруг какого-либо зонтичного, причем каждая из них сосет цветки своим вытянутым хоботком. Depressariae, как это известно каждому коллекционеру совок, очень охотно летят на сахар и, без сомнения, в природных условиях посещают цветки.

Но опыление цветков может осуществляться насекомыми и другим путем. Многие виды откладывают яйца в распустившиеся цветки, но они откладывают не все яйца в один единственный цветок, а небольшими порциями — в несколько цветков; самка, опуская свой яйцеклад в венчик цветка и улетая затем, чтобы повторить эту операцию в другом месте, является «жрецом, совершающим брачный обряд».]

ЗАМЕТКА О СЕМЯНКЕ PUMILIO ARGYROLEPIS *

М-р Джемс Друммонд прислал мне пакет семян этого растения с реки Суэн [Swan R., ю.-з. Австралия] со следующей заметкой: «Семянки многих мелких сложноцветных растений, особенно вышеназванного, разносятся повсюду ветром, пока не выпадет ливень, когда они прикрепляются своими нижними концами при помощи смолистого вещества к земле, принимая в то же время совершенно вертикальное положение. Эти растения украшают многие пустоши нашей страны в продолжение всего сухого времени года, и их нелегко переместить даже тогда, когда земля заливается грозовыми ливнями».



Семянка *Pumilio Argyrolepis*.
1 — сбоку, 2 — снизу и несколько наискось.

Семянки Pumilio представляют собой своеобразно сформированные тельца. Чашечка (pappus) обычно состоит из девяти чешуек, или чашелистиков, раскрывающихся наподобие цветка. Каждый чашелистик превосходно украшен разветвляющимися линиями. Нижняя часть, включая и семя, загнута в одну сторону (рис. 1) почти под прямым углом и несколько напоминает по форме человеческую ногу. Верхняя часть, или подъем этой ноги, гладкая, но носок и подошва, достигающая примерно $^1/_{25}$ дюйма в длину, покрыта (рис. 2) 30—40 пузырьками, прикрывающими друг друга наподобие черепицы. Каждый пузырек имеет овальную форму, достигая в длину $^1/_{200}$ дюйма; он образован тонкой бесструктурной пленкой и заключает в себе твердый шарик из сухой слизи, или вещества, которое становится при смачивании липким. Подошва семянки покрыта ямками там, где прикреплены пузырьки, которые, однако, не открываются внутрь их. Если положить семянки в воду или на сырую поверхность, все пузырьки в несколько минут лопаются в продольном направлении и опоражнивают свое содержимое, образуя с водой большую липкую каплю. Эта липкая капля не растворяется, подобно камеди, в воде, а остается, окружая семянку. При высыхании она становится

* [Напечатано в «Gardeners' Chronicle», 5 янв. 1861 г., стр. 4—5.]

вязкой, но может опять быстро поглотить влагу и набухнуть. Винный спирт не вызывает лопания пузырьков, но делает слизь слегка непрозрачной.

Если щепотку таких семянок сбросить с небольшой высоты на влажную бумагу, то большая часть их падает, как воланы, вертикально, опускаясь на свою подошву. Тогда пузырьки быстро лопаются и, когда бумага высыхает, семена оказываются крепко к ней прилипшими. Однако многие семянки при падении останавливаются, опираясь на один край подошвы. В этом случае при высыхании слизи верхний край подошвы оттягивается книзу и таким образом ставит эту похожую на цветок чашечку почти вертикально. Всякий, взглянув на кусок бумаги, по которому, когда он был еще сырой, разбросали наудачу некоторое количество семянок, мог бы вывести заключение, что каждая из них была поставлена вертикально и тщательно приклеена. Если семянка падает верхней стороной вниз и останавливается поэтому, опираясь на острия чашечки, то подошва ее не касается влажной поверхности, однако влага поглощается чашелистиками столь быстро, что, как я наблюдал, через семь минут пузырьки лопались. В таком случае, по мере того как подсыхает бумага, сохнет на поверхности подошвы и выделенная слизь, и семя не прикрепляется. Однако если семянку затем сдунуть в правильное положение на влажную поверхность, то слизь напитается водой, будет действовать и крепко приклеит семянку. В таком сухом климате, как в Австралии, существование этих маленьких пузырьков высохшей слизи, интенсивно впитывающей влагу и становящейся в высшей степени липкой только с той стороны семянки, которой та опускается на почву, является, повидимому, хорошим приспособлением, обеспечивающим прикрепление семени к первому же влажному месту, на которое оно может быть занесено движением воздуха. Трудно было бы решить, приносит ли свойство семянки принимать вертикальное положение какую-либо пользу растению. Однако представляется возможным, что подносообразная чашечка, которая, как мы видели, так быстро поглощает влагу и передает ее нижней поверхности семянки, может помочь использовать росу или потоки проливного дождя.*

Чарлз Дарвин

* [По своему содержанию эта статья Дарвина, посвященная вопросу не опыления и оплодотворения, а целесообразного приспособительного строения семян растений, не имеет прямого отношения к тематике данного тома и должна была быть помещена в 3 томе, где собраны статьи Дарвина, связанные с проблемами, обсуждаемыми в «Происхождении видов». Так как, однако, во время печатания 3 тома не удалось разыскать английский оригинал этой статьи, Редакция сочла целесообразным поместить её здесь, — в первом из трех томов, содержащих ботанические работы Дарвина. — *Ред.*]

ОПЫЛЕНИЕ [У ВИДОВ] VINCA *

Я не знаю, образуют ли семена какие-либо экзотические виды Vinca и не желали бы садовники, чтобы они их образовывали, дабы таким способом выводить новые сорта. Так как я никогда не видел, чтобы большой барвинок (*Vinca major*) образовывал семена, и так как вместе с тем я узнал, что этого никогда не бывает в Германии, я решил исследовать этот цветок. Пестик его, как это знают ботаники, очень интересен: он состоит из утолщающегося кверху столбика с горизонтальным диском наверху, и все это увенчано красивой щеточкой из белых волосков. Вогнутый ободок диска является рыльцевой поверхностью, что вполне очевидно, так как в него врастают пыльцевые трубки при помещении на него пыльцы. Пыльца рано высыпается из пыльников и помещается в небольших углублениях белой волосистой щеточки над рыльцем. Отсюда ясно, что пыльца не может попасть на рыльце без помощи насекомых, которые, насколько я наблюдал в Англии, никогда не посещают этот цветок.[6] Поэтому я взял тонкую щетинку, исполнявшую роль хоботка бабочки, и провел ею сверху вниз между пыльниками, близко к боковым сторонам венчика, так как я обнаружил, что пыльца пристает к щетинке и уносится вниз к липкой поверхности рыльца. Чтобы дать цветкам преимущество перекрестного опыления, я принял дополнительные меры предосторожности и провел щетинкой сверху вниз сначала между пыльниками одного цветка, затем другого, и так в каждом случае я проводил ею сверху вниз между несколькими пыльниками. Я поступил подобным образом с шестью цветками на двух растениях, росших в горшках. Их завязи разрослись, и на четырех из шести я теперь получил прекрасные коробочки, более $1^1/_2$ дюйма в длину с семенами, видимыми снаружи, тогда как цветоножки многих других цветков опали. Мне хочется, чтобы каждый, желающий получить семена у какого-либо другого вида, обычно не образующего семян, произвел бы этот простой небольшой опыт и сообщил [полученные] результаты. На счастливый случай я посею семена моей Vinca, потому что от растения, которое так редко образует семена, при столь необычных и счастливых условиях можно ожидать какой-либо причуды.

Чарлз Дарвин

Даун, Бромлей, Кент.

* [Напечатано в «Gardeners' Chronicle», 15 июня 1861 г., стр. 552.]

[ВИДЫ] VINCA *

Один из корреспондентов вашего журнала заявляет (стр. 699), что в Королевском Ботаническом Саду в Кью он заставил *Vinca rosea* образовать семена тем, что подражал действию насекомого, вводящего [в цветок] свой хоботок, как это успешно проделал я с обыкновенным барвинком. Отсюда естественно можно предположить, что *V. rosea* не образовывала ранее в Кью семян. Однако другой корреспондент «Ф. А. П.» утверждает (стр. 736), что его Vinca обильно образуют семена. М-р Горвуд, садовник м-ра Г. Х. Турнбулла, эсквайра здесь у нас [в Дауне], только что был так любезен, что принес мне небольшое растение *Vinca rosea* с девятью цветками, опыленными путем введения конского волоса, и теперь это растение несет девять отличных коробочек. М-р Горвуд говорит, что за последние восемь или девять лет он вырастил много растений, но никогда до этого не видел на них коробочек. Что же может служить причиной разницы в результатах, полученных, с одной стороны, «Ф. А. П.», а с другой — корреспондентом из Кью и м-ром Горвудом? Не будет ли «Ф. А. П.» так добр сообщить, если он увидит эту заметку, не находились ли его растения в оранжерее, где были оставлены открытыми окна, благодаря чему ночные бабочки могли иметь ночью доступ [к растениям.]

Чарлз Дарвин

Даун, Бромлей, Кент.

[ЖЕЛТЫЙ ДОЖДЬ] **

Весьма кратковременный ливень, продолжавшийся едва ли более одной минуты, прошел здесь сегодня (2 июля) около 10 часов утра. Моя жена, собирая цветы тотчас же после дождя, заметила, что капли воды казались желтыми, а все белые розы были в пятнах и окрашены. Я услышал об этом только вечером. Тогда я осмотрел несколько роз и душистых чубушников [жасмин, *Philadelphus coronarius* L.] и нашел, что все они покрыты большим числом пятен. Между лепестками белых махровых роз еще оставались капли грязной воды; в последней при рассматривании под микроскопом были обнаружены многочисленные коричневые сферические тельца, диаметром в $^1/_{1000}$ дюйма [2,5 мм], покрытые короткими прозрачными коническими иглами. Были и другие, более мелкие, гладкие бесцветные шарики, диаметром около $^4/_{7000}$ дюйма [1,5 мм]. Я сохранил небольшую каплю воды под тонким стеклом, заклеив его края, и на следующее утро рассмотрел ее несколько более внимательно. Тогда

* [Напечатано в «Gardeners' Chronicle», 14 сент. 1861 г., стр. 831—832.]

** [Напечатано в «Gardeners' Chronicle», 18 июля 1863 г., стр. 675, без заглавия. Письму Дарвина предпослано следующее вступление от редакции: Нижеприводимое интересное письмо прислано нам м-ром Дарвином. Мы не смогли точно установить, какому растению принадлежат более крупные тельца, но мы считаем, что это пыльцевые зерна какого-то чертополоха или Centaurea. Они сильно походят также на пыльцевые зерна какого-либо мальвового растения, но значительно крупнее, чем зерна *Malva silvestris*, — единственного вида, могущего дать пыльцу в количестве, достаточном для окраски дождя в желтый цвет. Еловая пыльца часто уносится ветром и отлагается дождем на листьях. Мы видели и дубовую пыльцу, образовавшую на листьях желтые пятна после ливня.]

я заметил, что вода кишела продолговатыми движущимися частицами, лишь едва видимыми с помощью четвертьдюймовой лупы [увел. 40 раз]. Конечно, я не могу сказать, находились ли они в дождевых каплях, когда последние падали, но я подозреваю, что они были там, поскольку лепестки сейчас, когда они уже почти сухие, кажутся окрашенными совершенно неосязаемым веществом цвета железной ржавчины. В процессе высыхания это вещество собралось главным образом по краям каждого пятна. Достопочтенный М. Дж. Беркли смог бы сказать нам, что представляют собой более крупные сферические тельца, которые мириадами в этот день падали с неба, принесенные сюда, как я предполагаю, каким-то далеким вихрем.

Через несколько дней после этого мы сорвали лист, испещренный желтыми пыльными пятнами в саду м-ра Рюкера в Вондсворте. Хотя в пятнах были пыльцевые зерна ели и какого-то другого растения, которое мы не смогли установить, а также небольшое количество грибных спор, основная часть вещества состояла из слегка железистой, повидимому, кремнеземной пыли.*

* [Ответ М. Дж. Беркли напечатан редакцией журнала вслед за письмом Дарвина: Железистые пятна на белых лепестках Philadelphus, присланных м-ром Дарвином, состояли из менее ясно окрашенных частиц, кремнеземных частиц и множества неправильной формы телец, столь мелких, что они обнаруживали молекулярное броуновское движение. — Совершенно изумительно, какое множество тел переносится повсюду ветром в форме пыли. Эренберг несколько лет тому назад познакомил нас с пылью пассатных ветров, но интересные вещи можно было бы найти и у себя на родине, если бы мы могли каким-либо способом задержать тельца, пересекающие нашу атмосферу. Снежные хлопья приносят с собой вниз различные предметы и, вероятно, немногие из дождей падают, не оставляя каких-либо осадков, хотя и не настолько обильных, чтобы привлечь к себе внимание. Исследование таких осадков или отложений с помощью микроскопа вскоре существенным образом изменит наши представления о самопроизвольном зарождении и в то же время укажет обильный источник, из которого могут возникать непредвиденные гибридные формы. В самом деле, не будь грибы в такой значительной степени созданием своеобразных атмосферных условий, могло бы казаться, что распространению их видов нет предела. — *М. Дж. Б.*]

ОПЫЛЕНИЕ У РАСТЕНИЙ, ЦВЕТУЩИХ ЗИМОЙ *

Позвольте мне добавить несколько слов к письму м-ра Беннета, опубликованному на стр. 58 предыдущего номера вашего журнала. ** Я накрывал Lamium не стеклянным колпаком, но тем, что дамы называют «паутинкой» [вуалью]. В течение последних двадцати лет я следовал этому плану и опылил тысячи цветков, накрытых таким способом, но никогда не замечал, чтобы их плодовитость была повреждена в малейшей степени. Я указываю на это на тот случай, если бы кто-либо вздумал воспользоваться стеклянным колпаком, который, я думаю, вреден из-за влаги, содержащейся в заключенном [под колпаком] воздухе. Тем не менее иногда я помещал цветы, которые подымаются высоко, в небольшие широкогорлые бутылки, и получал от них хорошие семена. В отношении Vinca я полагаю, что м-р Беннет намерен был сказать, что пыльца действительно падала, без помощи насекомых, на поверхность рыльца и здесь

* [Напечатано в «Nature», 18 ноября 1869 г., стр. 85.]

** [Приводим текст этого письма Беннета, напечатанного в «Nature» от 11 ноября 1869 г., стр. 58: М-р Дарвин оказал мне честь, обратив мое внимание на два пункта в моей статье «On the Fertilisation of Winter flowering Plants», напечатанной в предыдущем номере вашего журнала. Он полагает, что я допустил ошибку, включив *Vinca major* в число растений, пыльца которых освобождается в почке, так как он «на основании опыта знает, что некоторые Vinca безусловно нуждаются в помощи насекомых для опыления». Обратившись к моим заметкам, я нашел, что они вполне ясны в отношении вопроса о времени, когда происходит освобождение пыльцы. Однако мое наблюдение согласуется с наблюдением м-ра Дарвина в том отношении, что и я не обнаружил никаких сведений о плодах, которые образовывались бы в январе; в действительности, отсутствие капсул у Vinca побудило меня ограничить мое заключение по этому вопросу и сказать, что «*почти во всех* этих случаях наблюдалось изобилие полностью сформированных семенных капсул». Следует отметить, что в моем списке растений, несомненно оплодотворяемых в почках, Vinca — единственный вид, не являющийся туземным для нашей страны. Второй пункт относится к белой глухой крапиве, относительно которой м-р Дарвин говорит: «Я накрыл *Lamium album* в начале июня, и растение совершенно не принесло семян, между тем как окружающие растения производили их в изобилии». Это опять-таки согласуется с моим предположением, что только цветки, образующиеся зимой, самоопыляются. Я позволю себе, однако, сказать, что опыт с накрыванием растения стеклянным колпаком не является убедительным в вопросе о перекрестном опылении, так как вполне вероятно, что у растений, обычно самоопыляющихся, уже один факт полной приостановки свободной циркуляции воздуха может явиться препятствием для осуществления оплодотворения. Был ли когда-нибудь произведен этот опыт с травами, которые, согласно французскому наблюдателю г-ну Бидару, являются обязательно самоопыляемыми? — *Альфред У. Беннет. 8 ноября 1869 г.*]

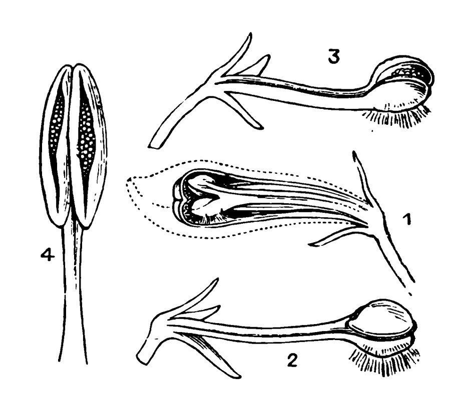
выпускала трубки. В той мере, в какой вопрос идет об одном только открывании пыльников в почке, я убежден на основании неоднократных наблюдений, что это одно из самых ошибочных указаний на [явление] самоопыления. Так как м-р Беннет спрашивает относительно опыления у трав, я могу добавить, что синьор Дельпино из Флоренции вскоре опубликует некоторые новые и весьма любопытные наблюдения по этому вопросу, о которых он сообщил мне в письме и которые, я рад сказать, далеки от того, чтобы противоречить тому чрезвычайно общему закону, что различные особи растений время от времени должны скрещиваться.

Чарлз Дарвин

Даун, Бекенгэм, Кент.
13 ноября.

ОПЫЛЕНИЕ У LESCHENAULTIA *

Поскольку в номере вашего журнала от 26 августа «Ф. В. Б.» спрашивает об образовании семян у Leschenaultia, я хочу поделиться своим небольшим опытом. На протяжении 1860 и 1862 годов я пришел к выводу о необходимости произвести наблюдения над самоопылением *L. formosa* и *biloba*, так как прочитал, что у этих цветов самоопыление является неизбежной необходимостью, а это казалось мне чрезвычайно невероятным, на основании виденного мною в течение многих лет. Я обнаружил так же, как это утверждает «Ф. В. Б.», что пыльники раскрываются и пыльца высыпается прежде, чем распускается цветок. Это происходит у значительного числа растений, например, у большинства Leguminosae, Fumariaceae и др., но можно ясно показать, что это ни в коем случае не приводит с неизбежностью к самоопылению. У Leschenaultia пыльца при ее высыпании аккуратно собирается в чашеобразном indusium, зев которого вначале широко открыт, но вскоре закрывается.** До сих пор я могу согласиться с «Ф. В. Б.», но на основании дальнейшего исследования он, я полагаю, должен будет притти к заключению, что для того, чтобы цветок опылился, пыльца должна быть затем



Leschenaultia formosa
[Объяснение цифр см. в примечании на этой странице]

* [Напечатано в «Gardeners' Chronicle», 9 сент. 1871 г., стр. 1166.]

** [Приводим соответствующий рисунок и описание его из статьи «Ф. В. Б.»: В нераскрывшейся почке пестик короче пяти пыльников. В это время устье (или indusium) пестика открыто, как показано на рис. 1. После выделения пыльцы из пыльцевых мешочков пестик удлиняется, но теперь его двугубое устье плотно закрыто (рис. 2); если раздвинуть губы, то можно увидеть в зеве пыльцевые зерна (рис. 3). На рис. 4 показаны пыльники. — *Ред.*].

удалена из indusium и помещена на внешнюю поверхность рыльца. Это, без сомнения, совершается насекомыми, привлеченными к посещению цветков обильным запасом нектара. Снаружи indusium имеет липкую поверхность, а когда в двух случаях я поместил на эту поверхность несколько пыльцевых зерен, то по прошествии 20 часов обнаружил, что они глубоко проникли внутрь, [образовав] многочисленные пыльцевые трубки. Я был так сильно удивлен таким расположением рыльца, что попросил д-ра Гукера исследовать анатомически некоторые цветки, что он и сделал тщательно, подтвердив в отношении *L. formosa* мои выводы. Он исследовал также два других вида и не нашел внутри indusium следов [липкой поверхности] рыльца. Я добавил бы здесь, что м-р Бентам впоследствии описал строение органов у этого рода, но в настоящее время я не имею под руками его работы.

Когда цветок вполне распускается, края indusium плотно сходятся, и их не легко открыть. Тем не менее, если держать маленькую хорошо заостренную кисточку из верблюжьего волоса параллельно пестику и, подражая входящему насекомому, осторожно ввести в цветок, то кончик кисточки, нажимая на слегка выдающуюся нижнюю губу indusium, открывает его, и некоторые волоски [кисточки] входят внутрь и пачкаются пыльцой. Если же эту самую кисточку последовательно вводить в несколько цветков, то можно обнаружить пыльцевые зерна, оставшиеся на внешнем липком рыльце. В начале лета я поступал подобным образом с несколькими цветками, но безрезультатно. Однако к концу июля таким образом было поступлено с пятью цветками, и скоро завязи всех их значительно увеличились [в размерах]. Спустя некоторое время два из них отпали, но три удержались до осени, и каждый содержал около 25 семян. За два или три лета мое растение дало сотни цветков, однако ни у одного из них завязи самопроизвольно не разрастались, за исключением двух, росших совсем рядом, которые, как я предполагаю, посетило какое-то насекомое. Эти две [завязи] образовали некоторое количество семян, но меньшее по числу, чем в вышеуказанном случае. Все семена были по внешнему виду хорошими, но при посеве не проросли. Эти цветки неизбежно опылялись пыльцой этого же самого растения, хотя было бы несравненно лучше, если бы можно было употребить пыльцу с другого растения-сеянца. Это было бы наиболее целесообразным, поскольку покойный м-р Друммонд из Суэн-Ривер в Австралии, к которому я писал, прося его проследить в надлежащее время года за тем, какие насекомые посещают Leschenaultia, сообщил мне, что этот вид, растущий там в естественном состоянии, очень редко образует семена. На первый взгляд кажется поразительным то обстоятельство, что у этого рода и у некоторых близких ему родов в то время, когда цветки находятся еще в виде бутона, пыльца вычерпывается из пыльников, в которых она могла бы оставаться готовой к употреблению, и сразу же заключается в специально приспособленный приемник, откуда она впоследствии должна быть удалена, чтобы быть потом нанесенной на рыльце. Однако тот, кто верит в принцип постепенной эволюции и рассматривает каждую структуру как итог длинного ряда приспособлений к прошедшим и к изменяющимся условиям, причем каждое последующее изменение удерживается в той мере, в какой

это возможно, силой наследственности,— не почувствует изумления перед вышеуказанным сложным и, казалось бы, излишним устройством или перед другими еще более сложными приспособлениями, хотя все они могут служить одной и той же общей цели. Каждый желающий узнать, как разнообразны средства для предотвращения самоопыления, даже в пределах одного и того же семейства растений, должен изучить краткую, но чрезвычайно любопытную статью м-ра Бентама, только что опубликованную в «Journal of the Linnean Society», о столбиках австралийских Proteaceae. Я не могу удержаться, чтобы не рассказать об одном из замечательных приспособлений, описанных м-ром Бентамом. У Synaphea верхний пыльник не совершает свойственной ему функции образования пыльцы, а превратился в короткий широкий поясок, крепко прикрепленный к краю рыльцевого диска. Этим способом рыльце удерживается в таком положении, что оно не может получить пыльцу из плодовитых пыльников того же самого цветка, или, как выражается м-р Бентам: «рыльце, удерживаемое таким способом евнухом (т. е. бесплодным пыльником), гарантировано от всякого загрязнения со стороны его братских пыльников и сохраняется нетронутым для любой пыльцы, которая могла бы быть введена насекомыми или другими посредниками». *

Чарлз Дарвин

ОПЫЛЕНИЕ У FUMARIACEAE **

Я прошу позволения сделать несколько замечаний по поводу заявления м-ра Дж. Трагерна Моггриджа («Nature», т. IX, стр. 423), что цветки *Fumaria capreolata* — сначала бледные или почти белые и приобретают свою наиболее яркую окраску, становясь даже малиновыми, лишь после того, как закладываются завязи. Он добавляет затем: «Если бы имело место обратное, то можно было бы почти не сомневаться в том, что мы должны рассматривать яркую окраску как специальное приспособление для привлечения насекомых». Но разве м-р Моггридж не знает, что такие цветки [т. е. ярко окрашенные] посещаются, главным образом, дневными насекомыми? Неоднократно было замечено, что цветки, которые посещаются ночными бабочками, имеют обычно белую или очень бледную окраску; если же они пахучие, то могут обладать любой окраской, даже очень темной или зеленой. Если поэтому цветки упомянутой Fumaria посещаются ночными бабочками, то для растения было бы вредным, имей его цветки с самого начала яркомалиновую окраску. Я часто видел, как пчелы сосут цветки [следующих] родов Fumariaceae: Corydalis, Dielytra и Adlumia; но много лет назад я настойчиво наблюдал цветы *Fumaria officinalis* и *parviflora* и никогда не видел, чтобы их посещало хотя какое-нибудь насекомое; по мотивам, которые я не буду здесь приводить (так как я не могу разыскать моих заметок, сделанных в то время), я пришел к заключению, что они

* [Статья Бентама напечатана в «Journal of the Linnean Society. Botany», том XIII, стр. 58—64.]

** [Напечатано в «Nature», 16 апреля 1874 г., стр. 460.]

посещаются ночью мелкими бабочками.[7] Насекомые не обязательны для опыления *Fumaria officinalis*: я накрыл [сеткой] одно такое растение, и оно произвело столь же много семян, как ненакрытое растение, росшее поблизости. С другой стороны, для некоторых видов Corydalis помощь насекомых обязательна. Что касается того, что цветы *F. capreolata* становятся более ярко окрашенными по мере созревания, то то же самое явление мы наблюдаем у некоторых боярышников и у двулистной ночной фиалки в наших садах. Но нужно ли удивляться тому, что это иногда происходит у цветков, если и листья огромного множества растений приобретают осенью, когда они начинают окисляться, самые великолепные окраски?[8]

Чарлз Дарвин

Даун, Бекенгэм, Кент,
6 апреля.

[НЕУРОЖАЙ ЯГОД ОСТРОЛИСТНИКА И ПЧЁЛЫ]*

Я прошу уделить мне немного места в вашем журнале, чтобы признать свою ошибку в отношении причины редкого завязывания ягод остролистника. В моей ошибке меня убедили два сообщения в предыдущем номере вашего журнала, сообщение м-ра Фиша в «Garden» и полученные мною некоторые частные письма. Повидимому, к слабому завязыванию ягод привела комбинация нескольких причин. Однако я все же думаю, что редкость пчел всех родов весною в этой местности могла — в чем я уверен — играть роль, хотя и совершенно второстепенную.

Чарлз Дарвин

Даун, Бекенгэм, Кент,
17 января.

ОПЫЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ **

В последнем номере «Gardeners' Chronicle» (стр. 203) м-р Генсло цитирует мои слова, что «семена, из которых были выращены самоопыленные растения третьего поколения (петунии), не были хорошо созревшими». Слово «*самоопыленные*» неправильно напечатано вместо «*скрещенные*». Это он увидел бы, если бы посмотрел полный отчет моего опыта, приведенный на стр. 191, где я говорю, что «единственное предположение, которое я могу сделать, — это то, что *скрещенные* семена не были достаточно зрелыми, etc.». Однако я не имею права ожидать, чтобы критик столь утруждал себя, и я очень обязан ему за то, что он помог мне обнаружить эту злосчастную опечатку. Далее, м-р Генсло продолжает: «м-р Дарвин приписывает также и больший рост растений восьмого поколения Ipomoea тому, что они были выращены из нездоровых, хилых семян». Он должен был бы, я считаю, добавить, что больший рост самоопыленных

* [Напечатано в «Gardeners' Chronicle», 20 января 1877 г., стр. 83, в виде письма в редакцию, без заглавия.]

** [Напечатано в «Gardeners' Chronicle», 24 февраля 1877 г., стр. 246.]

растений ограничился их ранним возрастом и что в конце концов они были побеждены по высоте скрещенными растениями в отношении ста к восьмидесяти пяти. Это был именно тот аномальный случай роста, который заставил меня сравнить эти растения с растениями Iberis, выращенными из плохо созревших семян. Я давно уже убедился, что полемика есть простая трата времени. Поэтому никаких других замечаний по поводу критики м-ра Генсло я делать не буду, хотя думаю, что я мог бы на нее ответить удовлетворительно. Я надеюсь, что читатель, заинтересовавшийся предметом, не примет интерпретацию моих положений м-ром Генсло, не справившись с моей книгой.*

Чарлз Дарвин

19 февраля.

* [Речь идет о работе Дарвина «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире», где действительно в главе VI на стр. 191 английского издания (стр. 421 настоящего тома) имеется указанная опечатка. Почему-то Дарвин не исправил эту опечатку и во втором издании 1878 г. — *Ред.*]

ФРИЦ МЮЛЛЕР О ЦВЕТАХ И НАСЕКОМЫХ *

Прилагаемое письмо Фрица Мюллера, этого превосходного наблюдателя, содержит несколько различных наблюдений о некоторых растениях и насекомых в южной Бразилии, наблюдений столь новых и любопытных, что они представят, вероятно, интерес для ваших читателей-натуралистов. Относительно его сообщения о пчелах, которые, прогрызая железки на чашечке одного [вида] Malpighiaceae, запыляют свое брюшко пыльцой и таким образом способствуют перекрестному опылению цветков, я хочу заметить, что этот случай совершенно аналогичен тому, что сообщил в вашем журнале несколько лет назад м-р Фаррер о Coronilla, у цветков которой [некоторые] части значительно видоизменены таким образом, что пчелы, высасывая выделение на наружной стороне чашечки, могут действовать в качестве опылителей. Этот случай интересен и в другом отношении. Мой сын Фрэнсис показал, что питательные тельца колючей ослиной акации, потребляемые муравьями, которые таким образом защищают дерево от его врагов (как это было описано м-ром Белтом), состоят из видоизмененных железок; он предполагает, что первоначально муравьи слизали выделение из железок, но что с течением времени железки сделались более питательными и привлекательными благодаря задержке выделений и другим изменениям, и муравьи начали тогда поедать их. Но мой сын не мог привести ни одного случая железок, сгрызаемых или поедаемых таким образом насекомыми,— здесь же мы имеем подобный пример.

Относительно *Solanum palinacanthum*, который имеет цветки двух родов на одном и том же [экземпляре] растения,— одни с длинным пестиком и большим рыльцем, другие с коротким пестиком и маленьким рыльцем, полагаю, требуется больше данных, прежде чем рассматривать этот вид как подлинно гетеростильный, ибо я обнаружил, что пыльцевые зерна обеих форм не отличаются друг от друга по диаметру. Теоретически было бы большой аномалией, если бы цветки одного и того же [экземпляра] растения были бы функционально гетеростильными, ибо этого рода организация очевидно приспособлена для того, чтобы обеспечить перекрестное опыление различных [экземпляров] растения. Не кажется ли более вероятным, что этот случай является попросту одним из тех, когда растение, наряду с первоначальными гермафродитными цветками, производит мужские цветки, [возникшие] путем частичного недо-

* [Напечатано в «Nature», 29 ноября 1877 г., стр. 78.]

развития? Фриц Мюллер справедливо выражает удивление по поводу предположения м-ра Леджетта, будто различие в длине пестика у цветков *Pontederia cordata* в Соединенных Штатах объясняется различием в возрасте; но после опубликования моей книги м-р Леджетт полностью признал, в «Bulletin of the Torrey Botanical Club», что этот вид подлинно гетеростильный и триморфный. Последний вопрос, на котором я хочу остановиться, это — различие между самцами и самками некоторых бабочек в жилковании крыльев и в наличии пучков особым образом сформированных чешуек. Один американский натуралист недавно выдвинул этот случай, как такой, который невозможно объяснить половым отбором. Вследствие этого, наблюдения Фрица Мюллера, которые были в полном объеме опубликованы в одном из последних номеров [журнала] «Kosmos» [т. I, стр. 388 и сл.; т. II, стр. 38 (1877)], в высшей степени интересны для меня и сами по себе чрезвычайно замечательны. *

Чарлз Дарвин

Даун, Бекенгэм, Кент,
21 ноября.

* [За этим следует текст письма Ф. Мюллера от 19 окт. 1877 г.]

ПРЕДИСЛОВИЕ

[К АНГЛИЙСКОМУ ПЕРЕВОДУ КНИГИ ГЕРМАНА МЮЛЛЕРА «ОПЫЛЕНИЕ ЦВЕТОВ»] *

Опубликование перевода [книги] Германа Мюллера «Опыление цветов» принесет, без сомнения, большую пользу каждому английскому ботанику или энтомологу, интересующемуся общебиологическими проблемами. Книга содержит очень большое число оригинальных наблюдений над опылением цветов и над ролью, которую играют насекомые в этом процессе, — наблюдений, изложенных с большой ясностью и иллюстрированных многими прекрасными гравюрами по дереву.

Книга содержит ссылки на все работы, которые только были написаны по этому предмету, и в этом отношении английское издание в очень сильной степени превосходит по своей ценности даже оригинальное немецкое издание 1873 года, так как Мюллер пополнил список библиографических ссылок работами, выпущенными вплоть до настоящего времени. Никто другой не мог бы выполнить последнюю работу столь же хорошо, так как Мюллер составил полную сводку всех дополнений к нашим знаниям в этой области. Молодой наблюдатель, который, прочтя весь настоящий труд или часть его, взглянет, например, на цветок Salvia или на какое-либо мотыльковое или дымянковое растение, или на одну из наших обычных орхидей, придет в восхищение от совершенства тех приспособлений, с помощью которых насекомые бывают вынуждены, при отсутствии сознания с их стороны, переносить пыльцу с тычинок одного растения на рыльце другого.

Целесообразность в природе в течение долгого времени глубоко интересовала многих людей, и хотя эта тема в настоящее время должна рассматриваться с несколько отличной точки зрения, чем это было прежде, она не стала от этого менее интересной.

Герман Мюллер отнюдь не ограничил свое внимание лишь способом, каким пыльца переносится насекомыми или другими животными с растения на растение, так как ветроопыляемые цветы также тщательно им описаны; отмечены и многие любопытные переходы от одного способа [опыления] к другому. Он останавливается также более подробно, чем кто-либо, на многих приспособле-

* [The Fertilization of Flowers, by Prof. Hermann Müller, translated and edited by D'Arcy W. Thompson, B. A. Scholar of Trinity College, with a Preface by Charles Darwin. London, 1883.]

ниях к самоопылению, которые иногда существуют одновременно с приспособлением к перекрестному опылению. Например, он открыл необычайный факт, что некоторые виды регулярно образуют особи растений двух родов: растения одного рода с незаметными цветками, приспособленными к самоопылению, и растения другого рода с намного более заметными цветками, приспособленными к перекрестному опылению. Цветки на первых из упомянутых растений служат той же конечной цели, как и любопытные маленькие закрытые клейстогамные цветки, образуемые значительным числом растений, как это описано и перечислено в настоящем труде.

Есть еще одна интересная особенность в книге «Опыление», отличающая ее от всех других работ по этому же предмету: она включает не только изложение приспособления цветов к насекомым, но и [приспособления] различных насекомых к различно устроенным цветкам в целях получения нектара и пыльцы последних.

Всякий, кто тщательно изучит настоящий труд и после этого приступит к самостоятельным наблюдениям, несомненно сделает интересные открытия, и так как ссылки на все произведенные ранее наблюдения так подробны, он будет гарантирован от того разочарования, которое могло бы возникнуть при обнаружении, что то, что он считал за новое, является хорошо известным фактом.

Быть может, мне будет дозволено упомянуть здесь о некоторых вопросах, которые, как мне кажется, заслуживают дальнейшего исследования. Существует много малозаметных цветков, которые в течение дня редко или вовсе не посещаются насекомыми; отсюда представляется естественным вывод, что подобные цветки должны неизменно самоопыляться; так, например, обстоит дело у некоторых видов Trifolium и Fumaria, имеющих очень мелкие цветки, у некоторых видов Galium, *Linum catharticum* и т. д. Много других таких же цветков перечислено у Мюллера. В высшей степени желательно установить, посещаются или нет эти цветки в ночное время бесчисленными особями многих видов мелких бабочек. Коллекционер бабочек, производящий сборы ночью, мог бы, если он наделен хотя бы лишь небольшой долей того упорного терпения, которое проявил Мюллер, установить этот факт. Этот вопрос имеет значительный теоретический интерес, так как если эти малозаметные цветки никогда не посещаются насекомыми, можно задать себе вопрос, почему эти цветки раскрывают венчик, и почему у них пыльца не защищена лепестками, остающимися в сомкнутом состоянии, как это имеет место у клейстогамных цветков? Может быть, окажется возможным смазать такие мелкие цветки каким-либо клейким веществом; последующий осмотр лепестков [таких смазанных цветков], вероятно, обнаружит ночное посещение их бабочками по присутствию чешуек последних; но необходимо [предварительно] удостовериться в том, что применяемое [клейкое] вещество само по себе не привлекает насекомых.

Г. Мюллер приводит длинные списки различных видов насекомых, которые, по его наблюдениям, посещают разные [виды] цветов в Германии; будет интересно установить, те же ли самые насекомые и то же ли самое пропорциональное число насекомых, относящихся к различным отрядам, посещает те же самые растения в Англии, как и в Германии.

Есть много других вопросов, которые желательно было бы исследовать, например, какими ступенями возникала гетеростилия, очерк которой [читатель] найдет в настоящем труде, а у триморфных гетеростильных растений мы встречаемся с более необычайным и сложным устройством репродуктивной системы, чем то, какое можно найти у каких-либо других органических существ. Для изучения этого вопроса и некоторых других необходимо производить опыты по оплодотворению; но они нетрудны, и экспериментатор уже очень скоро убедится, что они интересны. Например, существуют растения, у которых пестики и тычинки сильно варьируют по длине, и мы можем подозревать, что мы имеем здесь первый шаг к гетеростилии, но чтобы это доказать, необходимо будет проверить многими способами [функциональную] способность пыльцы и рыльца у многих разновидностей. Существует, кроме того, небольшое число растений, у которых цветки заключают две группы тычинок, различающихся формой пыльников и окраской пыльцы; в настоящее время никто не знает, имеет ли это различие функциональное значение, и это — вопрос, подлежащий разрешению. Далее, существуют другие растения, например, обыкновенный рододендрон, у которых более короткие тычинки в большей или меньшей степени рудиментарны, и имеются утверждения, что сеянцы, возникшие [от опыления] пыльцой, взятой соответственно из коротких и из нормальных по размеру тычинок, отличаются по внешности; важно было бы знать, отличаются ли они друг от друга по плодовитости, или способности давать урожай семян. Было бы интересно также узнать, дифференцировались ли у упоминавшихся уже выше растений, которые производят две формы, — одну, приспособленную к самоопылению, и другую — к перекрестному опылению, — репродуктивные органы в какой-либо степени, и не будет ли вследствие этого отправление их репродуктивных органов несовершенным, если эти две формы скрестить реципрокно. Даст ли цветок, приспособленный к самоопылению, полный урожай семян, если его опылить пыльцой из цветка, приспособленного к перекрестному опылению, и vice-versa с другой формой? *

Было бы излишне продолжать этот перечень тем [для дальнейших исследований]. Они в изобилии придут в голову молодому и ревностному наблюдателю, который будет изучать труд Мюллера, а затем будет производить наблюдения сам, дав полный простор своему воображению, однако строго контролируя его [путем] экспериментальной проверки каждого представления. Если он будет поступать таким образом, он получит, поскольку я могу судить по своему личному опыту, так много наслаждения от своей работы, что после этого все время будет чувствовать себя благодарным автору и переводчику «Опыления цветов».[9]

Чарлз Дарвин

Даун, 6 февраля 1882 года.

* [Т. е. при опылении цветка, приспособленного к перекрестному опылению, пыльцой из цветка, приспособленного к самоопылению.]

ПРИМЕЧАНИЯ



ПРИМЕЧАНИЯ*

РАЗЛИЧНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ, ПРИ ПОМОЩИ КОТОРЫХ ОРХИДЕИ ОПЫЛЯЮТСЯ НАСЕКОМЫМИ

ПРИМЕЧАНИЯ И. М. ПОЛЯКОВА

1. (Стр. 71). До выхода в свет в 1862 г. первого издания книги Дарвина об орхидеях им были опубликованы две статьи об опылении орхидей, которые не включены в настоящее издание, так как они представляют собою предварительные сообщения и содержание их полностью использовано Дарвином в его книге 1862 г. Речь идет о следующих статьях: 1) On the Fertilization of British Orchids by Insect Agency, «Gardeners' Chronicle», 9 июня 1860, стр. 528 (перепечатано в «Entomologist's Weekly Intelligencer», 1860, т. VIII, стр. 93—94 и 102—103); 2) On the three remarkable Sexual Forms of Catasetum tridentatum, an Orchid in the possession of the Linnean Society, «Journal of the Proceedings of the Linnean Society (Botany)», т. VI, стр. 151—157, London, 1862. В 1869 г. Дарвин опубликовал статью: Notes on the Fertilization of Orchids в «The Annals and Magazine of Natural History», 4 серия, т. IV, стр. 141—159, 1869. Эта статья была написана в качестве приложения к французскому переводу книги Дарвина; она содержит некоторые дополнения и исправления к первому английскому изданию, которые полностью включены Дарвином во второе английское издание его книги (1877); поэтому и перевод этой статьи не включен в настоящее издание.

2. (Стр. 81). Труд Дарвина об орхидеях, этот изумительный по глубине анализа трактат о действии естественного отбора, наносит сокрушительный удар по идеалистической телеологии, вскрывая в то же время «рациональное значение телеологии». Однако мысль Дарвина о творце и вторичных законах, сформулированная им в первом издании этого труда и оставленная без изменений во втором, показывает, насколько гениальный натуралист боялся затронуть буржуазную «респектабельность» и предпочитал формально оставаться на позициях агностицизма. Самый термин «вторичные законы» заимствован из арсенала деистического мировоззрения, считающего, что творец заложил только «основу» мира, а дальше не вмешивается непосредственно в явления природы, которые происходят по естественным, «вторичным законам».

3. (Стр. 82). Термин «fertilization» Дарвин чаще всего употребляет в смысле опыления. Так этот термин и переводится нами в большинстве случаев. Однако в некоторых местах (например, в последних абзацах гл. V и гл. IX) в соответствии со смыслом текста мы переводим «fertilization» как «оплодотворение». — Сейчас для «опыления» англичане пользуются термином «pollination». Говоря о работе Р. Броуна, Дарвин употребляет термин «fructification», который мы перевели, в соответствии со смыслом, как «оплодотворение». Эти терминологические разграничения делать необходимо, но нужно помнить, что разграничение опыления и оплодотворения имеет только относительное значение. В связи с этим следует отметить, что в 70-х гг. прошлого века термин pollination (Axell, Errera и Gewaert), или pollinisation (Hart), был введен уже в ботаническую литературу. Тем не менее, Дарвин продолжал пользоваться термином fertilization, и это, повидимому, не было случайным (см. вступительную статью к этому тому).

* Таблицу переводов английских мер в метрические см. том I, стр. 568.

4. (Стр. 83). Необходимо остановиться на следующих терминологических вопросах. Термин «caudicula» иногда переводится как «хвостик». Мы сохраняем термин «каудикула» (в русском начертании), понимая под этим окончание пучка нитей, связывающих пыльцевые массы. Термин «хвостик каудикулы» (tail) Дарвин употребляет для обозначения элластических нитей, связующих пыльцу. Кроме того, отметим, что Дарвин иногда говорит о продолжении rostellum (т. е. верхнего рыльца или клювика) как о «хвостике». — В труде Дарвина употребляются также термины «labellum» и «lip». Под первым подразумевается «губа венчика», происшедшая из срастания лепестков, под вторым «губа клювика» (rostellum) и, в немногих случаях, «губа пыльника». Эти понятия, во избежание путаницы, и передаются нами везде как «губа венчика», «губа клювика» и «губа пыльника».

5. (Стр. 84). Классификация орхидей разрабатывалась, начиная со второй половины 18 столетия. Линней (1753) дал весьма поверхностные критерии для разграничения родов орхидей. Галлер и Кранц (Haller и Crantz, 1760—1767) уже обращают внимание на важный систематический признак — структуру колонки (columna). Шварц (Swartz, 1800) дает хорошие характеристики больших групп (Diandrae, Monandrae) и учитывает даже особенности пыльцы. Броун (Brown, 1810) и Ричард (Richard, 1817) учитывают при построении системы также строение каудикулы, ретинакулума. Дарвин ссылается здесь на классификацию Линдли. Повидимому, Дарвин следовал классификации орхидей, приведенной в третьем издании труда Линдли (J. Lindley, The vegetable Kingdom, 1853). Более совершенные системы дали в дальнейшем Пфицер (E. Pfitzer, Entwurf einer natürlichen Anordnung der Orchideen, Heidelberg, 1887), Рейхенбах (H. Reichenbach, Über das System der Orchideen, «Bull. Congr. intern. Bot.», St.-Petersburg, 1885) и Шлехтер (R. Schlechter, Die Orchideen, 2 Aufl., Berlin, 1927).

Орхидеи по признаку развития тычинок делятся на Monandrae и Diandrae. По строению колонки и способу прикрепления пыльника Monandrae делятся на Basitonae и Acrotonae. Этот второй отдел на основе признаков строения поллиниев делится на Polychondreae и Kerosphaereae. Последние делятся по особенностям строения вегетативных частей на ряды и подряды. Приводим здесь новейшую систему Шлехтера, руководствуясь которой читатель сможет при желании составить себе представление о «естественной группировке» тех родов, которые упоминаются Дарвином. Для сравнения мы приводим дальше также выдержку из системы Линдли, на которую ссылается Дарвин.

I ПОДСЕМЕЙСТВО. DIANDRAE.

Группа 1. Cypripedilinae.

II ПОДСЕМЕЙСТВО. MONANDRAE.

ОТДЕЛ I. BASITONAE.

Группа 2. Habenarinae.
» 3. Disaeinae.
Группа 4. Disperidinae.

ОТДЕЛ II. ACROTONAE.

Подотдел I. Polychondreae.

Группа 5. Pterostylidinae.
» 6. Diuridinae.
» 7. Thelymitrinae.
» 8. Prasophyllinae.
» 9. Drakaeinae.
» 10. Caladeniinae.
» 11. Acianthinae.
» 12. Cryptostylidinae.
» 13. Chloraeinae.
» 14. Listerinae.
Группа 15. Vanillinae.
» 16. Sobraliinae.
» 17. Cephalantherinae.
» 18. Gastrodiinae.
» 19. Bletillinae.
» 20. Cranichidinae.
» 21. Spiranthinae.
» 22. Physurinae.
» 23. Tropidiinae.

Подотдел II. Kerosphaerae.

Ряд A. Acranthae.

Группа 24.	Collabiinae.	Группа 30.	Laeliinae.
» 25.	Adrorrhizinae.	» 31.	Thuniinae.
» 26.	Coelogyninae	» 32.	Dendrobiinae.
» 27.	Liparidinae.	» 33.	Glomerinae.
» 28.	Pleurothallidinae.	» 34.	Podochilinae.
» 29.	Ponerinae.	» 35.	Polystachyinae.

Ряд B. Pleuranthae.

Подряд I. Sympodiales.

Группа 36.	Corallorrhizinae.	Группа 49.	Zygopetalinae.
» 37.	Phajinae.	» 50.	Huntleyinae.
» 38.	Bulbophyllinae.	» 51.	Maxillarinae.
» 39.	Genyorchidinae.	» 52.	Eulophidiinae.
» 40.	Ridleyellinae.	» 53.	Trichocentrinae.
» 41.	Thelasinae.	» 54.	Comparettiinae.
» 42.	Cyrtopodiinae.	» 55.	Jonopsidinae.
» 43.	Cymbidiinae.	» 56.	Notyliinae.
» 44.	Grobyinae.	» 57.	Aspasiinae.
» 45.	Thecostelinae.	» 58.	Oncidiinae.
» 46.	Catasetinae.	» 59.	Ornithocephalinae.
» 47.	Gongorinae.	» 60.	Telipogoninae.
» 48.	Lycastinae.	» 61.	Lockhartiinae.

Подряд 2. Monopodiales.

Группа 62.	Dichaeinae.	Группа 64.	Pterostemmatinae.
» 63.	Pachyphyllinae.	» 65.	Sarcanthinae.

Система Линдли (в сокращенном виде; приведены только роды, упоминаемые Дарвином):

I. Malaxeae: Pleurothallis, Stelis, Mosdevallia, Liparis, Microstylis, Malaxis, Dendrobium, Bolbophyllum.
II. Epidendreae: Coelogyne, Epidendrum, Sophronitis, Barkeria, Laellia, Leptotes, Phaius, Evelyna, Cattleya, Bletia.
III. Vandeae: Galeandra, Vanda, Phalaenopsis, Sarcanthus, Acrides, Angraecum, Cymbidium, Trichopilia, Oncidium, Odontoglossum, Brassia, Miltonia, Stanhopea, Acropera, Warrea, Zygopetalum, Maxillaria, Lycaste, Rodriguezia, Calanthe, Catasetum, Mormodes, Cycnoches.
IV. Ophryeae: Orchis, Aceras, Herminium, Ophrys, Gymnadenia, Habenaria, Peristylus, Bonatea.
V. Arethiseae: Cephalanthera.
VI. Neotteae: Listera, Neottia, Epipactis, Spiranthes, Goodyera.
VII. Cypripedeae: Cypripedium.

6. (Стр. 88). *Orchis pyramidalis* обозначается в настоящее время как *Anacamptis pyramidalis.*

7. (Стр. 89). *Orchis fusca* Jacq. обозначается теперь как *Orchis purpurea* Huds.

8. (Стр. 95). *Aceras longibracteata* Rchb. обозначается теперь как *Himantoglossum longibracteatum* Schltr.

9. (Стр. 95). *Neotinea intacta* Rchb.— синоним *Habenaria intacta* Rchb., — одна из орхидей, способных к самоопылению благодаря тому, что пыльники расположены над рыльцами, а пыльца мало скреплена и способна рассыпаться. Представляет, однако, интерес, что у этого вида имеет место также перекрестное опыление и, повидимому, именно в связи с худшей приспособленностью к таковому (что отмечается Дарвином) развилась автогамия в качестве вспомогательного средства.

10. (Стр. 95). *Nigritella angustifolia* Rich. теперь — *Habenaria nigra* R. Br. Некоторые систематики сохраняют род Nigritella, а указанный вид именуют *Nigritella nigra* Rchb.

11. (Стр. 96). *Gymnadenia conopsea* R. Br.—синоним *Habenaria conopsea* Benth; *Gymnadenia albida* Rich.—синоним *Habenaria albida* R. Br.; *Orchis variegata* All. — синоним *O. tridentata* Scop.; *Epipogon aphyllus* = *Epipogum aphyllum* Sw.

12. (Стр. 105). По вопросу о «психике» насекомых см. комментарии к помещенному в этом же томе сочинению Дарвина «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире» (примечания 95 и 96).

13. (Стр. 106). Это пример одной из изумительнейших координаций в растительном мире. Важно и поучительно, как Дарвин раскрывает биологическое, приспособительное значение признаков, которые с легкой руки многих исследователей трактуются как неприспособительные «организационные признаки».

14. (Стр. 114). «Загадка офрисов» была разгадана в результате исследований Пуйяна (Correvon et Pouyanne, Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrydées, «Journ. Soc. Hort. France», 1916, и Nouvelles observations sur le mimétisme et la fécondation chez les Ophrys, «Journ. Soc. Hort. France», 1923), подтвержденных исследованиями Годфри (Godfery, 1925 и 1928) и др. Приведем краткое изложение относящихся сюда данных, следуя Б. М. Козо-Полянскому (Проблема мимикрии в ботанике, Воронеж, 1939). Основные черты экологии цветка видов рода Ophrys типа muscifera, сходных с насекомыми, сводятся к таким моментам. Каждый из видов Ophrys (*O. speculum*, *O. bombiliformis*, *O. lutea*, *O. muscifera*, *O. fusca* и др.) посещается определенным видом перепончатокрылых. Насекомые не ищут и не получают в цветках ничего съедобного. Посещают цветки только самцы до момента появления самок (которые выходят на 1—4 недели позже самцов). Опыление цветков названных видов совершается при содействии самцов именно в это время. Цветки этих орхидей в большей или меньшей степени напоминают самок тех видов насекомых, которые их опыляют. Иначе говоря, цветки замечательно имитируют самок и этим привлекают самцов, которые конкурируют друг с другом и ведут себя на цветке так, как если бы это была самка, с которой они копулируют. На губе венчика имеются волоски, аналогичные опушению брюшка самок, при соприкосновении с которыми происходит половое возбуждение самцов. Если губу цветка удалить, то насекомые прекращают посещать такие цветки. Таким образом, в процессе эволюции у офрисов выработалось одно из самых замечательных приспособлений к перекрестному опылению. Попытки антидарвинистов (Франсэ и др.) использовать структуру цветка офрис против теории естественного отбора потерпели крушение.

15. (Стр. 115). Что касается *O. apifera*, имеющей сходство с насекомыми и вообще строение перекрестноопыляющейся орхидеи, но регулярно самоопыляющейся, то возможно, что насекомые, которые ее опыляли, вымерли, сходство осталось, как «исторический пережиток», а этот вид орхидей вынужден был перейти к самоопылению. Быть может также *O. apifera* является самоопыляющейся формой вида, в состав которого входят и перекрестноопыляющиеся формы. Дарвин ссылается на мнение Моггриджа о том, что в Италии *O. apifera*, *O. aranifera*, *O. arachnites* и *O. scolopax* так тесно связаны между собой промежуточными формами, что было бы правильно объединить их в один вид — *O. insectifera*. В статье «Опыление британских орхидей при помощи насекомых» Дарвин значительно определеннее высказывает мысль о том, что *O. apifera* хотя бы изредка перекрестно опыляется при помощи насекомых: «Я готов скорее предположить, что в какие-то годы или в каких-то других местностях насекомые посещают пчелиную офрис, при случае переносят пыльцу от одного цветка к другому и доставляют таким образом выгоды, [проистекающие] из случайного перекрестного опыления...» (цит. по статье Дарвина: On the fertilization of British orchids by Insect Agency, «The Entomologist's Weekly Intelligencer», 1860, № 196, стр. 103). Дарвин подчеркивает здесь противоречие между структурой пчелиной офрис, приспособленной к перекрестному опылению, и обычно происходящим у этого вида самоопылением, и обращается с просьбой сообщить ему сведения об опылении этого вида.

16. (Стр. 117). Несмотря на замечание Дарвина, в настоящее время все же *Peristylus viridis* Lindl. обычно относят к роду Habenaria, как *H. viridis* R. Br.

17. (Стр. 121). *Gymnadenia odoratissima* Rich.—синоним *Habenaria odoratissima* Fr.; *Gymnadenia tridentata* Lindl.—синоним *Habenaria tridentata* Hook.

18. (Стр. 123). *Bonatea speciosa* Willd. теперь отнесена к роду Habenaria и обозначается как *Habenaria Bonatea* Rchb.

19. (Стр. 125). Приводим употребляемые теперь синонимы упомянутых Дарвином видов рода Platanthera:

P. chloranta Cust. = *Habenaria bifolia* R. Br.
P. dilatata Lindl. = *Habenaria dilatata* A. Gray.
P. flava Lindl. = *Habenaria herbiola* R. Br.
P. Hookeri Lindl. = *Habenaria Hookeriana* Torr.
P. hyperborea Lindl. = *Habenaria hyperborea* R. Br.

20. (Стр. 126). Из упоминаемых Дарвином видов рода Disa, *D. grandiflora* L. обозначается теперь как *D. uniflora* Berg. Что касается *D. macrantha*, то не совсем ясно, о каком виде идет речь. Повидимому, это *D. macrantha* Sw. Если же Дарвин говорит о *D. macrantha* Hort., то это синоним *D. crassicornis* Lindl.

21. (Стр. 128). *Cephalanthera grandiflora* S. Gr.—синоним *Cephalanthera pallens* Rich.

22. (Стр. 131). Опыты, проделанные Дарвином с Cephalanthera, представляют тот интерес, что они показывают, насколько полезно перекрестное опыление даже у способных самоопыляться орхидей, — показывают весьма относительный характер и «страховочное» значение самоопыления. Интересно, что *уже в 1862 г.* в первом издании этого труда (стр. 110—111) Дарвин описывает опыты с семенами, образующимися в результате самоопыления и перекрестного опыления. Подобные опыты были поставлены Дарвином на многих растениях; результаты их сведены в сочинении о действии перекрестного опыления и самоопыления.

23. (Стр. 134). *Vanilla aromatica* именуется теперь *Vanilla planifolia* Andr. Биология оплодотворения ванили изучена в настоящее время достаточно подробно, и данные, приведенные Дарвином, могут быть уточнены. Устройство цветка таково, что естественное самоопыление не происходит, а перекрестное опыление на родине растения в Мексике совершается, главным образом, пчелами из рода Melipona и птицами колибри. При культуре ванили широко практикуется искусственное самоопыление. При этом бамбуковой палочкой отодвигают крупный ростеллум и одновременно пригибают пыльник к клейкому рыльцу. Набухшая завязь через месяц принимает свои окончательные размеры, а дальше идет процесс дозревания. В свете взглядов Дарвина на вредность длительного самоопыления очень интересны следующие обстоятельства. Так как при культивировании ванили применяют искусственное самоопыление, то в связи с этим обнаружилось, что семена от самоопыления чаще всего «глухие», сморщенные, неполноценные. Поэтому обычно ваниль размножают вегетативным путем. Но это также привело к ослаблению жизнеспособности культурных растений. Ряд авторов (см. A. Delteil, La Vanille, Paris, 1884) отмечает дурные последствия автогамии у ванили и рекомендует всячески усиливать перекрестное опыление (см. P. Knuth, Handbuch d. Blütenbiologie, т. III, ч. 2, стр. 320—321).

24. (Стр. 141). Из упоминаемых в этой главе видов рода Epipactis некоторые именуются в настоящее время иначе, а именно:

Epipactis purpurata Sm. = *E. latifolia* All.
Epipactis rubiginosa Crantz. = *E. atrorubens* Schult.
Epipactis viridiflora Reich. = *E. atrorubens* Schult.

25. (Стр. 142). *Epipogum Gmelini* Rich. — синоним *Ep. aphyllum* Sw.

26. (Стр. 143). *Goodyera discolor* Ker. Gawl. теперь отнесена к роду Haemaria и именуется *Haemaria discolor* Lindl.

27. (Стр. 156). У некоторых видов рода Thelymitra наблюдается автогамия. Данные Дарвина могут быть уточнены. У *Thelymitra carnea* поллиний в целом падает на рыльце, у *T. longifolia* загибание краев у рыльца приводит к их сближению с поллиниями, у *T. circumspecta* рыльце выделяет такое большое количество секрета, что оно достигает поллиниев и стимулирует рост пыльцевых трубок. Однако и у видов этого рода автогамия не имеет абсолютного значения и время от времени наступает перекрестное опыление.

28. (Стр. 162). Родовое название Bolbophyllum Spreng., употребляемое Дарвином, теперь заменено на Bulbophyllum Thon. Видовые названия упоминаемых здесь Дарвином видов этого рода сохранились.

29. (Стр. 163). Этот вид иногда фигурирует, как *Bulbophyllum falcatum* Lindl.

30. (Стр. 165). Имеется *Dendrobium tortile* Lindl. из Бирмы, но у Линдли

описан также *D. tortile* A. Cunn, являющийся синонимом австралийского *D. monophyllum* F. Muell. Неясно, о каком именно виде пишет здесь Дарвин.

31. (Стр. 168). *Evelyna Caravata* Lindl. теперь отнесена к роду Elleanthus и именуется *Elleanthus Caravata* Rchb. В тексте Дарвина ошибочно значится *carivata*.

32. (Стр. 169). Весь этот абзац представляет большой интерес. Дарвин показывает здесь, что в тех случаях, когда орхидеи естественным путем самоопыляются, действие самоопыления на продукцию семян сказывается крайне отрицательно. «Страховочное» значение самоопыления у бразильского Epidendrum подчеркивается особенно тем обстоятельством, что «этот вид весьма несовершенно опыляется насекомыми», и в связи с этим естественный отбор закрепил реверсию (функционирование двух боковых пыльников), обеспечивающую дополнительное самоопыление. Эти данные Дарвина можно дополнить также ссылкой на *Oncidium papilio* Lindl., образующий до 50% «глухих» семян, *Epidendrum Rueckeri* Rchb., образующий 80% «глухих» семян, и т. п.

33. (Стр. 174). Дарвин, повидимому, говорит здесь об *Angraecum eburneum* Lindl. В таком случае это синоним *An. superbum* Thon. с о-ва Мадагаскар.

34. (Стр. 174). *Rodriguezia suaveolens* Lindl. — синоним бразильской *Gomeza foliosa* Klot.

35. (Стр. 175). Современная систематика орхидей обычно причисляет к виду *Aerides odoratum* Lowr. также *A. virens* Lindl. и упоминаемый дальше Дарвином *A. cornutum* Roxb.

36. (Стр. 176). *Phalaenopsis grandiflora* Lindl. и *Ph. amabilis* Bl. рассматриваются обычно как синонимы.

37. (Стр. 180). Род Acropera близок к роду Gongora. Упоминаемый Дарвином вид *Acropera Loddigesii* Lindl. считают синонимом *Gongora galeata* Rchb. *Acropera luteola* Hort. известна также как *A. fuscata* Hort.

38. (Стр. 181). *Gongora maculata* Lindl. теперь *Gongora quinquenervis* Ruiz. et Pav.

39. (Стр. 183). Отрицательное действие собственной пыльцы на рыльца того же вида обнаружено у ряда орхидей не только Ф. Мюллером, но и позднейшими исследователями. Своего рода самоотравление рыльца и пыльцы происходит при самоопылении у видов Oncidium, Notylia, Gomeza, Sigmatostalix и Burlingtonia. Своя пыльца совсем не прорастает на рыльцах *Coelogyne Massangeana*. У *Oncidium tigrinum* пыльца и рыльца становятся темнокоричневыми, и цветок через несколько дней отпадает. Аналогичные явления наблюдаются у *Oncidium sphacelatum*, *Maxillaria lepidota*, *Coelogyne cristata*. У этих трех видов только редкие пыльцевые зерна выпускают трубки и только некоторые из них слегка проникают в ткани рыльца. У *Coelogyne fimbriata* и *Maxillaria luteoalba* через 20—27 дней после самоопыления можно видеть множество пыльцевых трубок, но они не врастают в ткань рыльца. Вообще же о физиологических механизмах самостерильности см. примечание 2 к напечатанному в этом томе труду Дарвина «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире».

40. (Стр. 188). Этот механизм цветка Catasetum представляет интерес как пример расширения функций, мультифункциональности (в смысле А. Н. Северцова).

41. (Стр. 198). В связи с этим замечанием Дарвина нужно напомнить, что у орхидей, как и у многих других растений, имеет место партенокарпия, вызываемая секретами пыльцы и частями поллиния. Это явление отмечалось Гильдебрандом, затем было экспериментально изучено Фиттингом, Лайбахом и многими новейшими исследователями (см. F. Hildebrand, Die Fruchtbildung der Orchideen, ein Beweis für doppelte Wirkung des Pollens, «Bot. Ztg.», t. 21. 1863; H. Fitting, Die Beeinflussung der Orchideenblüten usw., «Ztschr. f. Botanik», t. I, N 1, 1909).

42. (Стр. 200). Дарвин установил, что *Catasetum tridentatum*, *Monachanthus viridis* и *Myanthus barbatus* представляют соответственно мужскую, женскую и обоеполую форму одного вида, именуемого *Catasetum barbatum* (этот вид был описан Линдли еще в 1844 г.).

43. (Стр. 201). Дарвин обозначает термином «мужская пыльца» — пыльцу физиологически мужской формы Catasetum, противопоставляя ее рудиментарной «женской пыльце» Monachanthus. Термины эти являются неправильными.

44. (Стр. 201). Следует отметить замечательную антирелигиозную направленность слов Дарвина против идеалистических представлений об «идеальном типе», «завершенном плане природы» и т. п. (К этому вопросу Дарвин снова возвращается в последнем абзаце гл. VIII). В новейшее время представители так наз. идеалистической морфологии (Тролл и др.) воскресили додарвиновские воззрения об «идеальном типе» строения цветка орхидей и противопоставляют их дарвиновской эволюционной и материалистической трактовке структур цветка орхидей.

45. (Стр. 202). Повидимому, говоря здесь о «ядре», Дарвин подразумевает под этим нуцеллус, т. е. «ядро» семяпочки.

46. (Стр. 214). *Cypripedium acaule* Hort. — синоним *C. humile* Salisb.

47. (Стр. 218). Это рассуждение Дарвина о гомологиях представляет большой интерес, как яркая иллюстрация силы исторического метода в биологии.

48. (Стр. 222). *Liparis pendula* Lindl. — синоним *Liparis longipes* Lindl.

49. (Стр. 230). *Oncidium unguiculatum* Lindl. это, вероятно, синоним мексиканского *O. maculatum* Lindl.

50. (Стр. 238). К вопросу об образовании нектарников можно подойти с точки зрения смены функций (см. также примечание 88 к «Действию перекрестного опыления и т. д.»).

51. (Стр. 244). Рассуждение Дарвина о количестве семян у орхидей нуждается в некоторых коррективах. Большое количество необычайно мелких, легко разносимых ветром семян многих орхидей является, учитывая особенности экологии орхидей, приспособительным признаком. Количество семян у Stanhopea и других крупноплодных орхидей исчисляется миллионами. У *Dendrobium antennatum* вес одного семени 0,00000565 г, иначе говоря 200 семян должны весить приблизительно один миллиграмм, и они, подобно пылинкам, далеко разносятся ветром. Эмбриологические исследования показали, что семена орхидей являются чрезвычайно упрощенными по своей структуре (примитивный зародыш, не расчлененный на зачаточные органы, отсутствие у большинства форм эндосперма). Интересно, что маленькие размеры семян, полезные для распространения орхидей, в то же время невыгодны для процессов питания развивающегося зародыша. Пфитцер обнаружил интересную компенсацию, выработавшуюся в процессе эволюции: зародыши многих орхидей начинают зеленеть еще в семени, в кожуре, и благодаря этому могут начать ассимилировать как только семя попадет на влажную почву. Этот же автор указывает, что длительное, продолжающееся иногда около года (у *Dendrobium nobile*), созревание плодов орхидей имеет также приспособительное значение, ибо в тропиках, где дождливые периоды года сменяются засушливыми, целесообразно «подогнать» время разбрасывания маленьких, лишенных запасов, семян к началу *следующего* дождливого периода. (См. E. Pfitzer, Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen, Heidelberg, 1882; П. Баранов, О редукции женского полового поколения в сем. Orchidaceae, «Бюл. САГУ», вып. 10, Ташкент, 1925).

52. (Стр. 245). Энгльси (Anglesea) — остров в Ирландском море; площадь его равна 715 кв. км.

53. (Стр. 245). О значении количества пыльцы см. примечания 3 и 9 к «Действию перекрестного опыления и т. д.».

54. (Стр. 245). Дарвин указывает на то, что причины, задерживающие безграничное размножение орхидей на земном шаре, неизвестны. В общей форме можно, однако, сказать, что эти причины лежат в первую очередь в сложных взаимоотношениях орхидей с другими организмами. Одна из форм этих взаимоотношений, в какой-то степени ограничивающих естественное распространение (и затрудняющих культуру) орхидей, лежит в необходимости для орхидей симбиоза с грибами, образующими эндотрофную микоризу. В 1899—1909 гг. Ноэль Бернар остроумными экспериментами показал, что в обычных условиях жизни прорастание семян орхидей и клубнеобразование может происходить только под влиянием симбиотических грибов. Это было доказано проращиванием семян Cypripedium, Oncidium, Phaloenopsis и др., с одной стороны, в стерильных условиях, а с другой — в условиях заражения грибком. Симбиотические грибы орхидей относятся главным образом к роду Rhizoctonia (из низших базидиомицетов). Между орхидеями и симбиотическими грибами устанавливаются весьма динамичные и подчас «напряженные» отношения (фунгисидное действие клубней некоторых орхидей и т. д.). У орхидей типа *Bletilla hyacinthina* на ранних стадиях развития симбиоз факультативен, на более поздних стадиях развития симбиоз является

правилом, но способен периодически прерываться. Для орхидей типа Cattleya симбиоз необходим с самого начала, и зародышевый клубень образуется при прорастании, но во взрослом состоянии заражение также является периодическим. У Phaloenopsis и Vanda, достигших среди паразитических орхидей высокой степени эволюции, симбиоз превратился из периодического в постоянный и неспособный периодически прерываться. У *Neottia nidus-avis* симбиоз достигает еще более высокой ступени, и обеспечивается непрерывность заражения от поколения к поколению. (См. Ж. Магру, Симбиоз у орхидей и картофеля, М., 1949; Bernard Noël, L'évolution dans la symbiose. Les Orchidées et leurs champignons commencaux, «Ann. Sc. Nat. Bot.», 9-я серия, т. 9, 1909; Д. М. Новогрудский, В. Р. Вильямс и проблема симбиотрофизма высших растений, «Успехи современной биологии», т. 29, № 1, 1950).

55. (Стр. 246). Количество видов орхидей очень велико. Линней в 1764 г. насчитывал 102 вида орхидей, Вильденау в 1805 г. — 391 вид, Линдли в 30-х годах прошлого века — около 2000 видов (Дарвин, ссылаясь на Линдли, говорит уже о 6000 видах), Пюид в 1880 г.— о 6000 видах (по Пфитцеру, указ. соч.). Шлехтер в 1927 г. насчитывает уже свыше 15 000 видов орхидей, отмечая, что ежегодно описывается несколько сот новых видов. Число видов орхидей достигает сейчас, повидимому, 20 000; около 90% видов — обитатели тропиков и субтропиков.

56. (Стр. 246). *Phaius grandifolius* Lindl. — синоним *Ph. Wallichii* Lindl. и *Ph. Tankerwilliae* Bl.

57. (Стр. 246). Дарвин говорит здесь об австралийской *Calanthe veratrifolia* R. Br.; известен также вид *Calanthe veratrifolia* Hook. — синоним *Calanthe gracillima* Lindl.

58. (Стр. 247). Все это рассуждение Дарвина, представляющее большой принципиальный интерес, подчеркивает историчность и относительность даже замечательных приспособлений в строении цветка орхидей. Узкая специализация имеет свои плюсы и минусы. Следует, однако, добавить, что еще некоторые особенности цветка орхидей увеличивают шансы на опыление насекомыми. Цветки большинства орхидей остаются свежими много дней, что удлиняет срок, на протяжении которого цветки могут быть опылены. Так, цветки остаются свежими у *Cattleya labiata* — 30 дней, *Cypripedium insigne* — 40 дней, *Odontoglossum crispum* — 50 дней, *Lycaste Skinneri* — 60 дней, *Cypripedium villosum* — 70 дней, *Odontoglossum Rossii* — 80 дней (по Пфитцеру, указ. соч., стр. 178). Представляют интерес и рассуждения Фиттинга (Fitting, указ. соч., стр. 84—85), анализирующего причины очень быстрого увядания цветка многих орхидей *после* опыления. Фиттинг указывает, следуя Дарвину, Форбсу и др., что количество образующихся плодов у многих тропических орхидей *очень невелико*, и задается вопросом, не являются ли эти орхидеи пережитком того времени, когда мир насекомых, необходимых для их опыления, был богаче. Но если посещение насекомыми и образование плодов подчас сильно ограничены, то не является ли очень быстрое увядание цветка после опыления полезным приспособлением, смысл которого заключается в быстром «выключении» уже опыленных цветков, благодаря чему предотвращается их вторичное опыление насекомыми, которые будут направляться к другим, еще неопыленным цветкам?

59. (Стр. 251). Здесь Дарвин дает снова превосходный пример исторически возникших корреляций (или вернее координаций), связывая замечательные и сложные приспособления к перекрестному опылению орхидей и сравнительно небольшое количество пыльцы у этих растений (отсюда необходимость более экономного ее расходования).

60. (Стр. 253). Дарвин, обобщая обширный материал по орхидеям, справедливо утверждает, что перекрестное опыление является правилом, а самоопыление сравнительно редким и только вспомогательным средством, «потому что растению очевидно выгоднее производить семена путем самоопыления, чем не производить их совсем». Это обобщение Дарвина подтверждено и новейшими исследованиями орхидей. Известно, например, что у ряда орхидей имеет место автогамия, механизмы которой различны: 1) пыльники расположены над рыльцем, пыльца слабо скреплена и способна рассыпаться (*Neotinea intacta*, *Epipactis latifolia* var. *viridiflora*); 2) поллинии в целом падают на рыльце (*Disa macrantha* и др.); 3) поллинии сгибаются и касаются рыльца, не отрываясь, однако, от места своего прикрепления (*Ophrys apifera*); 4) поллинии не изменяют своего положения, но из них вырастают пыльцевые трубки, достигающие рыльца (*Goodyera procera* и др.); 5) весь пыльник отрывается и падает на рыльце (*Pleurothalis ruscifolia* и др.); 6) рыльце

выделяет значительное количество секрета, который достигает поллиниев, в результате чего начинают прорастать пыльцевые трубки, достигающие рылец (*Dendrobium aqueum* и др.); 7) края рыльца загибаются и сближаются с поллиниями (*Thelymitra longifolia* и др.); 8) в результате растворения основания андроклиниума поллинии попадают на рыльце (*Calanthe Mannii* и др.); 9) участок рыльца, обычно превращенный в ростеллум, приобретает снова свойства рыльца и опыляется своей пыльцой (*Cystorchis aphylla*); 10) при увядании цветка части его принимают такое положение, что поллиний сближается с рыльцем (*Herminium monorchis*, *Liparis longipes* и др.). Эти данные мы заимствовали у Кирхнера (О. Kirchner, Über Selbstbestäubung bei den Orchideen, «Flora», т. 15 (115), № 2—3, 1922). Принципиальный интерес представляет, однако, следующее. Самоопыление у многих из тех орхидей, у которых оно имеет место, не исключает перекрестного опыления. Самоопыление наступает у некоторых орхидей при отсутствии или недостатке насекомых, при увядании цветка и т. д. Общее количество видов орхидей, у которых обнаружена автогамия, равно, примерно, 150. Отсюда мы можем сделать вывод, что это явление обнаруживается менее чем у 1% видов (!) и что оно действительно, как на это указывал Дарвин, носит только вспомогательный, «страховочный» характер.

61. (Стр. 254). В заключительном абзаце своего труда Дарвин формулирует важнейшее обобщение: «Природа самым торжественным образом заявляет нам, что она испытывает отвращение к постоянному самооплодотворению». Заключительный абзац труда Дарвина в первом издании (стр. 359—360 англ. изд. 1862 г.) сформулирован в несколько иной форме: «Принимая во внимание, сколь драгоценна, очевидно, пыльца орхидей и сколько заботы было вложено в устройство пыльцы и придаточных частей [цветка], а также, что пыльник всегда расположен непосредственно за рыльцем или над ним, самоопыление явилось бы несравненно более надежным процессом, чем перенос пыльцы с цветка на цветок. Поражает тот факт, что самооплодотворение не оказалось обычным явлением. Это обстоятельство с очевидностью доказывает нам, что в процессе [самооплодотворения] заключается нечто вредное. Природа заявляет нам самым торжественным образом, что она испытывает отвращение к постоянному самооплодотворению. Этот вывод представляется чрезвычайно важным и, повидимому, оправдывает утомительные подробности, приведенные в этом томе. Ибо не должны ли мы дальше допустить, что брак между близкими родственниками является также в некоторой степени вредным, что соответствует убеждению большинства заводчиков наших домашних животных и растений, и что какое-то неизвестное крупное преимущество произошло от сочетания особей, которые содержались в разных условиях на протяжении многих поколений». Мы знаем, что полное разъяснение этого важного вопроса дано Дарвином в другом его труде — «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире».

ДЕЙСТВИЕ ПЕРЕКРЕСТНОГО ОПЫЛЕНИЯ И САМООПЫЛЕНИЯ В РАСТИТЕЛЬНОМ МИРЕ

ПРИМЕЧАНИЯ И. М. ПОЛЯКОВА

1. (Стр. 263). Дарвин часто употребляет в этом труде термины, обозначающие различные типы опыления — оплодотворения или характеризующие типы цветков и их размещение на растениях («распределение полов»). В связи с этим целесообразно привести, хотя бы в несколько упрощенном виде, классификацию этих явлений, составленную нами по трудам самого Дарвина, Гильдебранда, Кернера, Лёва, Кнута, Эрреры и Геверта и др.

Можно различать следующие типы опыления — оплодотворения:

1. Аутогамия — самооплодотворение (самоопыление).
2. Аллогамия — оплодотворение чужой пыльцой («чужеопыление»):
   а) гейтоногамия — опыление другими цветками, но той же особи;
   б) адельфогамия — опыление сестринской особью, т. е. происшедшей от того же материнского растения;
   в) ксеногамия — скрещивание между цветками разных по происхождению особей данного вида;
   г) гибридогамия — скрещивание между особями разных видов.

Следует заметить, что иногда 1, 2а, 2б объединяются в одну группу как эндогамия (инбридинг, инцухт), а 2в, 2г как экзогамия.

Термин гибридогамия (чаще гибридизация) употребляется обычно как для обозначения скрещиваний в пределах вида, так и между видами (различают внутривидовую и межвидовую гибридизацию).

Что касается важнейших форм «распределения полов» и различных возможностей опыления, обусловленных типами цветков, их размещением на растениях, или особенностями строения или функции пестиков и тычинок, то здесь можно различать следующие категории:

А. Диклиния — все цветки однополые, возможна только аллогамия:

I. Однодомность — мужские и женские цветки на одной и той же особи.

II. Двудомность — мужские и женские цветки на разных особях.

Б. Моноклиния — все цветки обоеполые, гермафродитные.

I. Хазмогамия—цветки открыты к моменту зрелости рыльца и пыльников, скрещивание всегда возможно:

1. гомогамия — рыльца и пыльники созревают одновременно,
2. дихогамия — рыльца и пыльники данного цветка созревают разновременно; если пыльники созревают и открываются до того, как созреют рыльца, то говорят о протерандрии; если рыльца становятся восприимчивыми до того, как откроются пыльники, то говорят о протерогинии (отметим, что понятие дихогамия может быть применено и к однодомным растениям).

Если взаимное расположение рылец и пыльников делает самоопыление невозможным, то говорят о геркогамии; если столбики и тычинки разной длины, то говорят о гетеростилии.

II. Клейстогамия — цветки закрыты к моменту зрелости рыльца и пыльников; бывают растения с цветками как открытыми, так и закрытыми, так наз. хазмоклейстогамные; известны неполные формы клейстогамии (гемиклейстогамия, псевдоклейстогамия и т. д.).

В. Полигамия — у данного вида имеются как однополые, так и обоеполые цветки:

I. Все формы цветков находятся на одной и той же особи.

1. имеются обоеполые и мужские цветки — андромоноэция,
2. имеются обоеполые и женские цветки — гиномоноэция,
3. имеются обоеполые, мужские и женские цветки—ценомоноэция.

II. Однополые и обоеполые цветки находятся на разных особях:

1. имеются особи с обоеполыми и особи с мужскими цветками — андродиэция,
2. имеются особи с обоеполыми и особи с женскими цветками— гинодиэция,
3. имеются особи с обоеполыми, особи с женскими и особи с мужскими цветками — триэция (или триэцическая полигамия).

См. Ч. Дарвин, Различные формы цветов, Сочинения, том 7, М.—Л., 1949; F. Hildebrand, Die Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen, Leipzig, 1867; E. Loew, Einführung in die Blütenbiologie, Berlin, 1895; P. Knuth, Handbuch der Blütenbiologie, B. I., Leipzig, 1898; L. Errera et G. Gevaert, Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs etc., «Bull. Bot. Belgique», t. 17, 1878; A. Kerner, Die Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste, 1876; В. А. Монюшко, Половые формы цветковых растений и закономерности в их географии и происхождении, «Тр. прикл. бот., ген. и сел.», 1937, серия, 1 вып. 2. См. также примечания 4, 12.

2. (Стр. 264). Дарвин говорит здесь о различных формах и причинах самостерильности. В настоящее время причины самостерильности изучены подробнее, и мы можем несколько уточнить положения, высказанные Дарвином, хотя по существу он правильно намечает основные категории явлений, обусловливающих самостерильность. Различают иногда полную стерильность, связанную с дефектами гамет, которые не могут выполнять свойственные им функции, и разные формы парастерильности (несовместимости), связанные с различными явлениями, главным образом: а) с биологией цветения и морфологией цветка; б) с биологией и физиологией самого процесса оплодотворения в широком смысле слова (включая

так наз. прогамные процессы, т. е. все процессы от момента прорастания пыльцы на рыльце и до момента приближения пыльцевой трубки непосредственно к зародышевому мешку). Категория *а* может быть обусловлена двудомностью, дихогамией, геркогамией (см. примеч. 1). К категории *б* относятся явления: 1) полной задержки или торможения прорастания своей пыльцы на рыльце; 2) задержки роста пыльцевых трубок в столбиках; 3) невозможности для пыльцевой трубки, уже проросшей до завязи, найти семяпочку, микропиле, зародышевый мешок; 4) отсутствия слияния мужских и женских половых элементов. Все эти явления связаны с особенностями взаимодействия пыльцевых трубок с тканями пестиков, и в конечном итоге они являются выражением процессов избирательности оплодотворения. Важно, что уже в комментируемом отрывке Дарвин обращает внимание на избирательность оплодотворения как таковую, а также на распространенность явления большей избирательности к чужой пыльце, чем к своей. Важное значение имеет и то обстоятельство, что следующий абзац Дарвин начинает с указания на то, что все эти явления суть *приспособления* к перекрестному опылению. Здесь, следовательно, выражена мысль, что и эти интимные процессы физиологии оплодотворения, процессы избирательности, имеют глубокий *биологический смысл*. Это положение было особенно глубоко развито Мичуриным и Лысенко.

3. (Стр. 264). Говоря о значении большого количества производимой растениями пыльцы, Дарвин рассматривает здесь эту особенность только как приспособление, обеспечивающее перекрестное опыление растений, т. е. как своего рода гарантийный фонд, обеспечивающий попадание хотя бы части пыльцы, несмотря на возможные затруднения, на рыльца. Этот взгляд является правильным, однако этим вопрос не исчерпывается. В настоящее время можно считать доказанным, что определенные (и подчас значительные) количества пыльцы необходимы для ряда процессов: 1) взаимная физиологическая стимуляция при прорастании пыльцевых зерен и при росте пыльцевых трубок может происходить в оптимальной форме только при достаточно большом количестве пыльцы (см., напр., И. Н. Голубинский, Влияние смеси пыльцы и густоты посева на ее прорастание, «Агробиология», 1946, № 3); 2) нормальное взаимодействие пыльцы с тканями пестика, обеспечивающее пыльце оптимальные условия развития и прежде всего питания, при росте в пестике также требует достаточно большого количества пыльцы (см. И. М. Поляков, О некоторых условиях развития пыльцы в тканях пестиков, «Доклады АН СССР», т. 69, № 5, 1949; С. И. Лебедев, Об обмене веществ в генеративной системе растений, «Сел. и сем.», 1949, № 9; И. М. Поляков и П. В. Михайлова, Влияние количественных соотношений пыльцы разных сортов в пыльцесмесях на избирательность оплодотворения у табака и махорки, «Журнал общей биологии», т. 11, № 2, 1950); 3) необходимо известное оптимальное количество пыльцы для сохранения «средне-типических» свойств потомства, для развития средне-типических наследственных признаков породы или сорта (см. Тер-Аванесян, Роль количества пыльцевых зерен цветка в оплодотворении растений, «Труды прикл. бот., ген. и сел.», т. XXVIII, вып. 2, 1949; Л. И. Гуревич, Влияние различных способов опыления на ход формообразования при половой гибридизации пшениц, «Доклады АН СССР», т. 70, № 4, 1950).

4. (Стр. 265). Дарвин говорит здесь о явлении клейстогамии. Это явление подробно обсуждается и в труде Дарвина «Различные формы цветов» (том 7 наст. изд.). Противники взглядов Дарвина на значение перекрестного опыления (Бюрк и др.) часто ссылались на явление клейстогамии, как на доказательство того, что имеются растения, безусловно и исключительно размножающиеся путем самооплодотворения. Подобная трактовка явления клейстогамии является неправильной по следующим причинам: 1) явление это относительно редкое; 2) клейстогамия выступает обычно как приспособление к определенным условиям температуры, влажности, питания и т. д. и при изменении этих условий исчезает; например, на о. Суматра *Liparis longipes* Lindl. образует в горах клейстогамные цветки, а то же растение, произрастающее на несколько сот метров ниже, образует хазмогамные цветки; *Juncus bufonius* L., по исследованиям русского ученого Баталина («Bot. Ztg.», 1871, стр. 388), под Петербургом обладает только клейстогамными цветками, а по Ашерсону (Ascherson, «Bot. Ztg.», 1871, стр. 551) под Галле это же растение имеет полностью открытые, хазмогамные цветки; 3) многие растения, имеющие закрытые клейстогамные цветки, наряду с ними имеют цветки и хазмогамные, открытые (так наз. «хазмо-клейстогамия», например, у видов рода Heteranthera); 4) повидимому, нет растений, которые бы размножались исключительно клейстогамными цветками; например, по наблюдениям Ашерсона, *Salbei cleistogama*

5 лет была строгим самоопылителем и давала только клейстогамные цветки, но затем у нее появились цветы хазмогамные; 5) временный и вторичный характер клейстогамии подчеркивается и тем, что многие клейстогамные цветки имеют следы былой приспособленности к опылению насекомыми (например, у *Myrmecodia echinata* лепестки срастаются, но в то же время в цветках имеются нектарники), и т. д.

5. (Стр. 266). Дарвин здесь не совсем точно характеризует значение работы Шпренгеля. Дело не в том, что Шпренгель обнаружил роль насекомых в опылении растений. До Шпренгеля это было обнаружено и описано Миллером (Ph. Miller, 1721), Кёльрейтером в 60-х годах и Болотовым в 70—80-х годах XVIII века. Иногда утверждают, что Шпренгель открыл дихогамию. Это также неправильно. До него это явление было замечено, хотя и не оценено по достоинству, рядом ученых, например, Кёльрейтером на Epilobium и Polemonium. Замечено было это явление на яблоне и оценено в смысле своего значения как предпосылки для перекрестного опыления выдающимся русским агрономом и натуралистом А. Т. Болотовым. Большое значение работы Шпренгеля — в замечательном, тонком анализе всей морфологии цветка и функционального значения отдельных частей цветка, как приспособлений к перекрестному опылению растений при помощи насекомых. Шпренгель, например, пишет, говоря о значении структуры цветка для перекрестного опыления: «То обстоятельство, что насекомые участвуют в оплодотворении цветков, было замечено, само по себе, другими... Но никто не показал, что вся структура цветка, выделяющего нектар, отвечает этой конечной цели и полностью может быть объяснена, исходя из этого». (C h. K. S p r e n g e l, Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen, Berlin, 1793. 2-е изд., Leipzig, 1894, т. I, стр. 26. См. также вступительную статью к настоящему тому).

6. (Стр. 266). Это утверждение не совсем правильно. В одном случае Шпренгель видел различие между силой действия собственной пыльцы и пыльцы, взятой от другой особи того же вида. Вот как он об этом пишет: «Прошлым летом в моем саду цвело растение *Hemerocallis fulva*. Некоторые из цветков этого растения я пытался опылить искусственно их собственной пыльцой (так как каждый раз цвело только одно растение). Но ни одно растение не образовало семенных коробочек» (Sprengel, указ. соч., т. I, стр. 56). Успешно размножается это растение в результате перекрестного опыления.

7. (Стр. 267). Мы видим, что Дарвин весьма трезво и сдержанно оценивает роль Найта, как своего предшественника, в отличие от многих позднейших историков биологии, говоривших даже о «законе Найта — Дарвина». Подробнее об этом смотри во вступительной статье к этому тому.

8. (Стр. 277). Все эти замечания Дарвина, относящиеся к методике его исследования, представляются весьма важными. Некоторые биологи, критиковавшие этот труд Дарвина, указывали на якобы неудовлетворительность его методики (см. E. J a n s o n s, Über die Kreuz- und Selbstbefruchtung der Pflanzen, «Acta Horti Banici Universitatis Latviensis», t. IX—X, Riga, 1934—1935, стр. 143—226). «Несовершенство» методики Дарвина усматривалось в следующем: 1) опыты в разных случаях ставились с разными поколениями, а затем результаты сравнивались; кроме того, в одних случаях со свежей линией скрещивались потомки самоопыленных форм, в других потомки перекрестноопыленных форм.—По поводу этого возражения можно заметить следующее: во-первых, сравнение результатов как по одному и тому же поколению, так и по разным поколениям обнаруживает *одну и ту же тенденцию*, а именно — явное преимущество потомства перекрестноопыленных форм; во-вторых, если Дарвин варьировал иногда схему опыта (что он всегда сам оговаривал), то это делалось всегда с определенной целью в связи с тем, какая сторона явления изучалась; 2) Дарвин, мол, в разных случаях оперировал с разным числом растений. — Это замечание бьет мимо цели, так как почти во всех случаях результаты опытов статистически достоверны и общие выводы Дарвина безупречны и с этой стороны; 3) методика Дарвина ставит, якобы, растения в «неестественные условия» (горшки, изоляторы). — И это возражение лишено смысла, ибо ведь в этих условиях всегда находились *все* сравниваемые растения (как самоопылявшиеся, так и перекрестноопылявшиеся). Поэтому сравнение полученных результатов безусловно правомерно. Не следует также преувеличивать «неестественности» условий опыта, ибо покрывание сеткой не так уж сильно изменяет аэрацию, температуру и т. д. вокруг цветка. В ряде же случаев Дарвин высаживал растения и на грядки; 4) Янсонс делал и то возражение, что, мол, Дарвин работал с гетерогенным материалом — в одних случаях с особями, отличавшимися

только индивидуальными вариациями, а в других случаях эти отличия были порядка сортовых или разновидностных. Это возражение также не является принципиальным. Общая тенденция при *любых* скрещиваниях в пределах вида обычно оказывается одинаковой, а именно — обнаруживается преимущество перекрестного опыления над самоопылением. Полного тождества между особями нет, в разных условиях существования особи приобретают те или иные конституциональные отличия, и это является основой для благоприятного действия скрещивания. Отличия эти в пределах вида выражены действительно в одних случаях сильнее, в других слабее, но благоприятный эффект в обоих случаях оказывается сходным, хотя он может быть выражен в разной степени. Наоборот, этот благоприятный эффект в опытах Дарвина явно ослабевает, когда отличия между особями сглаживаются (в силу размножения замкнутой популяции в сходных условиях существования). Вот почему столь полезным оказывается скрещивание со «свежей линией». Поэтому вообще не столь существенно, являлись ли отличия чисто индивидуальными или сортовыми, тем более, что в большинстве случаев Дарвин имел дело именно с индивидуальными отличиями (см. также примечание 64).

9. (Стр. 279). Дарвин возвращается здесь снова к интересному и важному вопросу о значении количества пыльцы для процесса оплодотворения растений. Опыты Нодэна с Mirabilis, о которых пишет Дарвин, представляют тот интерес, что они демонстрируют значение количества пыльцы для «типичного» развития наследственных признаков потомства (см. выше примечание 3). Что касается описанного здесь опыта Дарвина с опылением *Ipomoea purpurea*, то Дарвин вряд ли мог получить отличия при опылении меньшим или бо́льшим количеством пыльцы, ибо его «меньшее» количество пыльцы, повидимому, было также совершенно достаточным для обеспечения нормального течения процесса оплодотворения. По вопросу о том, может ли избыток пыльцы изменить в какой-то степени ход оплодотворения, имеются некоторые положительные данные. Вообще же следует заметить, что «нижняя граница», минимальное количество пыльцы, необходимое для обеспечения нормального течения процессов оплодотворения и образования семян и плодов, у разных видов растений оказывается, как показывают опыты, различной.

10. (Стр. 280). В этом интересном отрывке Дарвин справедливо ставит в связь с своим исследованием ряд важнейших общебиологических вопросов, в том числе и вопрос о смысле полового процесса. Этот вопрос затрагивается им и в заключительной главе данного труда. Ответ на этот вопрос мы найдем у Т. Д. Лысенко: «Жизненность тела порождается процессом оплодотворения, процессом объединения в известной мере различных половых клеток, причем их наследственность может быть практически одинаковой, чаще же в той или иной степени разной. Различающиеся половые клетки или их ядра, объединяющиеся в одной клетке, в одном ядре, создают биологическую противоречивость единого живого тела. Этим путем создается источник жизненности оплодотворенной яйцеклетки, ее превращения в зародыш, в организм. Процесс оплодотворения — это процесс взаимной ассимиляции—диссимиляции половых элементов, объединившихся в единое тело. Пока существует противоречивость живого тела, до тех пор оно жизненное. С постепенным изжитием противоречивости тела, с затуханием процесса ассимиляции—диссимиляции нормально угасает жизненность тела, оно стареет. — Основная биологическая роль ядра, его хромосом и других ядерных элементов как половых, так и неполовых клеток именно заключается в создании при оплодотворении из разных клеток (ядер) одного, единого, биологически противоречивого тела, а это и есть жизнеспособность тела. Но жизненный процесс, развитие, превращение живого тела существует только в единстве его с определенными условиями внешней среды. Характер потребности в этих условиях внешней среды определяется качеством живого тела, его наследственностью». (Т. Д. Лысенко, цит. по журн. «Сов. агр.», № 7, стр. 17, 1949 г.).

11. (Стр. 281). *Ipomoea purpurea*, с которой ставил опыты Дарвин, это — *Convolvulus major* Hort. = *Pharbitis purpurea* Voigt = *Pharbitis hispida* Chois. Кернер (Жизнь растения, т. II) показал, что культивируемые им растения этого вида были протерогиничны. Кроме того, рыльца возвышаются *над* тычинками. Эти два обстоятельства препятствуют самоопылению. Самоопыление может иметь место (в том случае, если не произошло перекрестного опыления) впоследствии, так как 2 или 3 тычинки, удлиняясь, могут коснуться рыльца. По Кернеру, это может иметь место и при увядании, так как венчик «закручивается» и при этом прижимает пыльники к рыльцам (см. также Knuth, указ. соч., т. II, ч. 2, стр. 96). Все это свидетельствует о том, что к самоопылению растения этого вида (как и ряда

других видов) могут прибегнуть в качестве «дополнительной меры», для обеспечения размножения в тех случаях, когда почему-либо не произошло перекрестного опыления. Биологический смысл этого явления понятен, ибо лучше оставить в одном каком-то поколении семена от самоопыления, чем не оставить их совсем.

12. (Стр. 295). Здесь Дарвин ставит интересный вопрос об эффективности скрещивания между разными цветками *одной и той же особи* (так наз. гейтоногамии). Дарвин ставит опыты в этом направлении и с рядом других растений и неоднократно возвращается к этому вопросу, склоняясь к тому мнению, что гейтоногамия или не дает положительного результата или положительный эффект незначителен. В общем вывод Дарвина является правильным. Однако нельзя, как это делают генетики-морганисты (см. F. Brieger, Selbststerilität und Kreuzungssterilität, Berlin, 1930, стр. 7—8), рассматривать гейтоногамию только как одну из форм самоопыления. Исходя из мичуринских представлений о генетической разнородности тканей и не вполне тождественных условий развития для разных частей растения, можно предполагать, что гейтоногамия хотя бы небольшое, но положительное значение может иметь. В пользу этого мы можем привести и некоторые экспериментальные данные. Так, А. Л. Шенявский (в работе «Об опылении смесью пыльцы у самоопылителя-гороха», «Селекция и семеноводство», 1940, № 5, стр. 22) показал, что у гороха «от опыления пыльцой, взятой с другого цветка даже того же материнского растения, плодовитость возрастает по сравнению с самоопылением». По Тролу у *Festuca rubra* семян образуется при самоопылении (изолировании отдельных колосьев) — 9,46, при гейтоногамии (совместном изолировании нескольких колосьев одного растения) — 25,99 и при свободном перекрестном опылении — 74,28. В одном из аналогичных опытов с *Phleum pratense* эти цифры соответственно равны 1,26; 5,52; 45,60. (H. J. Troll, Untersuchungen über Selbststerilität und Selbstfertilität bei Gräsern, «Zeit. f. Züchtung», Abt. A, t. XVI, N 1, 1931, 105—136). Вообще же эффективность гейтоногамии резко возрастает, если части одного и того же растения воспитываются в разных условиях. Смысл этого поясняют следующие слова Т. Д. Лысенко: «В известной мере, чем более тождественны соединяющиеся половые клетки, тем менее жизненный, менее приспособленный к варьирующим условиям жизни получается организм. Создавая разные условия для воспитания исходных тождественных генотипов, можно получить относительно разные половые клетки, хотя эти разные клетки и остаются в пределах одного генотипа (родства)» (Т. Д. Лысенко, Переделка природы растений, М., 1937, стр. 16—17). В качестве иллюстрации можно привести опыты с Таращанской и Петкусской рожью, которая расчеренковывалась, полученные из черенков растения воспитывались в разных условиях, а потом переопылялись в целях получения хороших семян. Получалось очень большое количество фертильных колосьев, давших значительное количество семян (см. С. А. Погосян, Преодоление депрессии потомства инцухтируемых растений, Агробиология, 1946 г., № 1).

13. (Стр. 296). Дарвин часто употребляет термин «stock», что означает ствол. Этот термин в отношении растений обычно переводится как «линия».

14. (Стр. 307). Этот отрывок интересен тем, что Дарвин описывает здесь морфологические признаки дегенерации у *Ipomoea purpurea* в результате самоопыления, инцухта. Подобные явления обнаружены в огромном количестве опытов по инцухтированию растений. Так, у кукурузы обнаружены карликовость, дефекты хлорофилла, ненормальное развитие початков и т. д. У подсолнечника при инцухте обнаруживаются депрессия плодовитости, уменьшение веса семян, уменьшение диаметра корзинки, появление дегенеративных особей и т. д.

15. (Стр. 308). Здесь Дарвин отмечает выделение относительно однообразных в наследственном отношении форм при близкородственном разведении. В практических целях это оказывается в ряде случаев нужным. Однако для того, чтобы это не приводило к снижению жизненности организма (а наследственность и жизненность понятия не тождественные), необходимо, как указывает Т. Д. Лысенко, организмы, подвергаемые близкородственным скрещиваниям, воспитывать в разных условиях.

16. (Стр. 310). *Mimulus luteus* прекрасно приспособлен к перекрестному опылению, главным образом благодаря движению весьма раздражимого рыльца. До Китченера, на которого ссылается Дарвин, это было изучено русским ученым Баталиным. Изучив особенности опыления у этого вида Mimulus, Баталин пришел к выводу, что «подобное строение цветов легко может быть понято, как приспособление, затрудняющее самоопыление и облегчающее перекрестное опыление насекомыми» («Bot. Ztg.», 1870, № 3, стр. 54). Дарвин отмечает здесь, что он

посылал цветы Mimulus для определения в «Кью». Ботанический сад в Кью (Kew), вблизи Лондона, — главный ботанический сад и известное исследовательское учреждение Великобритании, основанное в середине XVIII в. При жизни Дарвина руководили этим учреждением последовательно У. Гукер и Д. Гукер.

17. (Стр. 323). Дарвин затрагивает здесь снова вопрос об эффективности гейтоногамии (см. выше примечание 12). И в отношении Mimulus Дарвин весьма сдержанно оценивает полученные результаты. Более определенно в положительном смысле он высказывается о гейтоногамии у *Digitalis purpurea*.

18. (Стр. 325). К этому весьма полному описанию способов, обеспечивающих перекрестное опыление у *Digitalis purpurea*, можно добавить следующее. Опылителями *D. purpurea* являются: *Bombus hortorum*, *B. agrorum*, *B. terrester*, жуки из сем. Mitidulidae и бабочка из р. Pieris. Пыльца отдается насекомым *до того*, как лопасти рыльца расходятся. Спонтанное самоопыление, повидимому, возможно только в тех случаях, если не произошло перекрестное опыление. Кроме обоеполых протерандрических цветков наблюдаются и чисто женские слегка недоразвитые цветки (см. Knuth, указ. соч., т. II, ч. 2, стр. 157).

19. (Стр. 330). Дарвин, ссылаясь на Г. Мюллера, говорит о том, что пчелы являются единственными опылителями *Linaria vulgaris* Mill. В настоящее время известно и множество других насекомых-опылителей этого вида (*Bombus hortorum*, *B. agrorum*, *B. terrester*, несколько видов жуков и т. д.). Интересно напомнить о наблюдениях Г. Мюллера, не упоминаемых Дарвином, о том, что пчелы, набрав нектар из одного цветка льнянки, обычно перелетают на другое растение, а не на другие цветки того же растения, что должно усилить перекрестное опыление.

20. (Стр. 331). Дарвин говорит о часто происходящих межвидовых скрещиваниях в роде Verbascum. Напомним, что во времена Дарвина этот вопрос детально изучил Гертнер (1849). Гертнер сделал попытку дать числовое отображение степени «избирательного сродства» при межвидовых скрещиваниях, исходя из числа семян, производимых при этих скрещиваниях. Если число семян при внутривидовых скрещиваниях *Verbascum lychnitis* (f. *albo*) принять за 1,0000, то при скрещивании этого вида с *V. phoeniceum* это число будет равно 0,8061, с *V. nigrum* — 0,6336, *V. blattaria* — 0,6224, *V. thapsiforme* — 0,4081, *V. austriacum* — 0,3877, *V. macranthum* — 0,2653, *V. thapsus* — 0,2142, *V. pyramidatum* — 0,0306 и т. д.

21. (Стр. 332). Дарвин имел дело с *Vandellia nummularifolia* D. Don. У видов рода Vandellia имеются цветки хазмогамные, клейстогамные и промежуточные. Дарвин говорит о «perfect flower», что переведено, как «нормальные цветки». Под этим подразумеваются хазмогамные цветки в отличие от клейстогамных.

22. (Стр. 336). Дарвин справедливо отмечает, что группа растений, происшедшая от вегетативного размножения одной исходной особи, это в сущности группа самоопыляющихся растений, с чем связана и малая эффективность переопыления таких растений. Это обычно отмечал и И. В. Мичурин. Однако здесь очень важно подчеркнуть, выращиваются ли эти растения в близких или различных условиях, так как и результаты скрещивания в том и другом случае будут различными (см. также примечание 12).

23. (Стр. 337). *Thunbergia alata* Boj. протерогиническое растение, опыляющееся главным образом при помощи шмелей. Когда насекомое проникает в цветок, то оно касается спинкой прежде всего рыльца, а затем уже пыльников, которые отдают свою пыльцу, переносимую затем насекомым на рыльца другого цветка.

24. (Стр. 342). Интересно привести данные об эффективности внутрисортовых скрещиваний у капусты. Перекрещивание особей капусты сорта Завадовская, выросших в разных условиях, дало урожай в 390,1 ц/га, в то время как контроль дал 253,3 ц/га. Полностью сформировавшиеся кочаны были у 86,5% особей, а в контроле у 70,7% (см. Н. А. Савченко, Восстановление и улучшение качеств сорта капусты, «Агробиология», 1947, № 5).

25. (Стр. 347). Дарвин упоминает здесь о нескольких видах рода Papaver. Опыты ставились с *Papaver vagum* Jord. (синоним *P. dubium* L.). Упоминаются также *P. somniferum* L., *P. bracteatum* Lindl., *P. orientale* L. и *P. rhoeas* L. Исследования разных ученых дали несколько отличные результаты, касающиеся опыления разных видов мака, чем те, о которых говорит Дарвин. Так, например, отмечается, что у Papaver цветы обычно гомогамные, но иногда в слабой степени протерогиничны. У *P. dubium* самоопыление действительно затруднено, так как пыльники расположены на несколько миллиметров ниже рылец. У *P. somniferum* самоопыление возможно и *иногда* является успешным, однако и у этого вида

преобладает перекрестное опыление, осуществляемое многими двукрылыми и перепончатокрылыми насекомыми, которые *сначала* летят на рыльца, а затем собирают пыльцу на пыльниках. (См. Knuth, указ. соч., т. II, ч. 1, стр. 63—66, и т. III, ч. 2, стр. 322). В отношении *P. rhoeas* отмечается, что спонтанное самоопыление оказывается безрезультатным. (См. H o f f m a n n, «Bot. Ztg.», 36, стр. 290, 1878). Интересно указать на арктический *P. radicatum* Rottb., у которого в связи с условиями жизни (почти полное отсутствие насекомых-опылителей) образование семян обеспечивается главным образом самоопылением. Здесь, следовательно, самоопыление появляется только в силу необходимости, как приспособление, связанное с тем, что перекрестное опыление происходит редко. (См. O v e A r b o H o e g, Blütenbiologische Beobachtungen aus Spitzbergen, Oslo, 1932, стр. 9).

26. (Стр. 348). В связи с вопросом, затронутым здесь Дарвином, следует заметить, что избирательное отношение материнского растения к пыльце, находящееся в связи с чувствительностью «половой конституции» организма, может изменяться в зависимости от внешних, климатических, почвенных и др. условий, от возраста растения, от возраста половых органов растения, от физиологического состояния растения и т. д. Еще Кёльрейтер сделал наблюдение, что у *Verbascum phoeniceum* отношение к собственной пыльце (а именно самостерильность этого растения) варьирует на протяжении вегетационного периода. У *Brassica pekinensis* и *B. chinensis* обнаружена самостерильность вначале цветения,— растения становятся фертильными примерно через две недели после начала цветения, а через месяц снова становятся самостерильными (см. A. B. S t o u t, Cyclic manifestation of sterility in B. pekinensis and B. chinensis. «Bot. Gaz.» 73, 110—132, 1922). П. В. Михайлова показала различное избирательное отношение к пыльце двух разных сортов махорки (*Nicotiana rustica* L.) в зависимости от климатических условий (см. И. М. П о л я к о в и П. В. М и х а й л о в а, Исследования по избирательному оплодотворению у махорки, «Журн. общей биологии», № 3, 1949). Значение возраста цветка для процессов избирательности оплодотворения показал Д. А. Долгушин, опыляя озимую пшеницу пыльцой ржи в разные сроки развития рыльца (Д. А. Д о л г у ш и н, О некоторых особенностях процессов оплодотворения у растений. «Агробиология», 1946, № 3: И. М. П о л я к о в и П. В. М и х а й л о в а, Влияние возраста пестиков и пыльцы на избирательность оплодотворения у табака и махорки, «Изв. АН СССР, Серия биологич.», 1950, № 1). Эти вопросы выяснены и многими другими исследованиями.

27. (Стр. 351). Наблюдения над цветением *Eschscholtzia californica* Cham. показывают, что у этого растения нитевидные рыльца сначала тесно окружены тычинками, но при дальнейшем развитии цветка наружный ряд тычинок отгибается к лепесткам и их пыльники раскрываются, в то время как пыльники внутреннего ряда остаются закрытыми. Это способствует перекрестному опылению главным образом при помощи разных мух, поедающих пыльцу. Если таковое отсутствует, то может произойти самоопыление в результате того, что открываются пыльники внутреннего ряда тычинок. Интересное наблюдение Дарвина над изменением отношения *Eschscholtzia californica* к своей пыльце при выращивании бразильских растений в Англии показывает, как сильно влияют внешние условия на репродуктивную систему растений. Не понимая этого, Кнут в своей сводке по биологии цветения приписывает всё случайности и пишет о самоопылении у этого вида: «Таковое в Южной Бразилии не дает результатов, в Англии, наоборот, по Дарвину, оно дает эффект. Удивительно, что экземпляры, которые Ф. Мюллер прислал Ч. Дарвину из Бразилии в Англию, оказались плодовитыми с собственной пыльцой» (Knuth, указ. соч., т. II, ч. 1, стр. 68). Если принять вес семян, полученных от перекрестного опыления у *Eschscholtzia californica* за 100, то вес семян от самоопыления будет в Бразилии 100 : 0 (по Ф. Мюллеру), в Англии 100 : 71 (по Дарвину), в Германии 100 : 11 (по Гильдебранду), а по данным Янсонса (указ. соч., 1934—1935) — в окрестностях Риги это растение оказалось вполне самофертильным.

28. (Стр. 355). У *Reseda lutea* L. цветы слегка протерандричны. Тычинки первоначально изогнуты вниз от пестика. Это способствует перекрестному опылению при содействии многих насекомых-опылителей из двукрылых, перепончатокрылых и жуков. И у этого вида самоопыление наблюдается как вспомогательный фактор, в тех случаях, когда почему-либо перекрестное опыление не произошло (в этих случаях некоторые тычинки изгибаются по направлению к рыльцам). У *Reseda lutea* и, в еще более ясной форме, у *Reseda odorata* Дарвин замечает и описывает явление, позже изученное как на этих растениях, так и на других видах, а именно,

что в пределах вида разные линии, разные семьи растений обнаруживают совершенно различное избирательное отношение к собственной пыльце и, следовательно, разные степени самостерильности.

29. (Стр. 362). *Viola tricolor* L. это сборный вид. Сюда относятся *V. vulgaris*, *V. arvensis*, *V. alpestris*. Эти виды отличаются также по биологии цветения и оплодотворения. У *V. vulgaris* и *V. alpestris* самоопыление обычно исключено. *V. arvensis* способна к самоопылению, однако, как и у других растений, самоопыление не является единственной формой опыления, и растение получает некоторые количества чужой пыльцы в результате перекрестного опыления при содействии насекомых. Замечательные приспособления к опылению в устройстве цветков *V. tricolor* неоднократно и детально изучались, начиная со Шпренгеля (см. V. B. Wittrock, Viola-Studien, I, «Acta Horti Bergiani», том II, 1, 1897).

30. (Стр. 366). Дарвин, ссылаясь на данные проф. Гофмана, считает *Adonis aestivalis* L. протерандричным. Сейчас, однако, это растение считается протерогиничным. Когда цветок распускается, рыльца уже достаточно развиты, а многочисленные пыльники еще неразвиты и отогнуты наружу. Цветки опыляются перекрестно. Самоопыление может наступить в качестве вспомогательного явления, если не произойдет перекрестного опыления. В этом случае тычинки выпрямляются и приближаются к рыльцам.

31. (Стр. 366). *Delphinium consolida* L. сейчас обычно именуется *Consolida arvensis* Opiz. Мнение Дарвина о протерандричности этого растения подтвердилось и дальнейшими наблюдениями. Растения опыляются перекрестно, естественное самоопыление почти исключено, а искусственное самоопыление мало эффективно.

32. (Стр. 367). *Viscaria oculata* Lindl. сейчас именуется *Lychnis coeli-rosa* Desr. Большинство видов этого рода имеют дихогамные цветки (чаще протерандрические) и приспособлены к перекрестному опылению.

33. (Стр. 376). *Hibiscus Africanus* Mill. — синоним *Hibiscus Trionum* L. = *H. ternatus*. Виды этого рода имеют протерандрические цветки. Кроме того, и взаимное расположение рылец и пыльников способствует перекрестному опылению. Самоопыление у некоторых видов иногда (в ненастье) может иметь место благодаря изменению взаимного расположения рылец и пыльников. Очень интересное замечание о *Hibiscus schizopetalus* Hook. мы находим у Кнута: «Самоопыление, иногда имеющее место в результате осыпания пыльцы, равно как и искусственно произведенное чужеопыление на о. Ява не дает никакого результата. Это объясняется тем, что все разводимые здесь линии являются потомками единственного растения, которое было выращено в 1882 г. в ботаническом саду в Бейтензорге. Вид, следовательно, самостерилен» (Knuth, указ. соч., т. III, ч. 1, стр. 479—480).

34. (Стр. 377). В этих опытах с *Pelargonium zonale* Дарвин имеет дело не с линией, а с тем, что именуется клоном. Перекрещивание особей, размноженных вегетативным путем, не дает, как указывает Дарвин, эффекта. См., впрочем, примечание 12.

35. (Стр. 379). Дарвин, ссылаясь на Шпренгеля и Дельпино, пишет о приспособлении к перекрестному опылению *Tropaeolum minus* L. (этот вид относится сейчас к сем. Tropaeolaceae, у Дарвина он отнесен к Geraniaceae). Дарвин не указывает, однако, в чем заключается это приспособление. Тычинки развиваются раньше, чем рыльце становится восприимчивым, и одна тычинка за другой на протяжении недели постепенно выпрямляются, ориентируя пыльник таким образом, что он оказывается расположенным перед входом в цветок. Когда все тычинки с опорожненными пыльниками снова отгибаются книзу, то к этому времени их место у входа в цветок занимает выросший столбик, трехчленное рыльце которого стало восприимчивым. Таким образом, насекомые (пчелы, шмели) обеспечивают перекрестное опыление, перенося пыльцу более молодых цветков на рыльца более старых. (Описание этого интересного приспособления к длительному перекрестному опылению см. Sprengel, указ. соч., изд. 1894 г., т. II, стр. 71—75).

36. (Стр. 380). *Limnanthes Douglasii* R. Br. Дарвин относит к сем. Geraniaceae. Сейчас Limnanthes относится к сем. Limnanthaceae.

37. (Стр. 381). Семейство, к которому принадлежат виды Lupinus и пяти следующих за ним родов, с которыми экспериментировал Дарвин, именуется теперь обычно Papilionaceae, а не Leguminosae. Что касается *Lupinus luteus* L., то этот вид хорошо приспособлен к перекрестному опылению. Но у этого вида, как и у ряда других видов мотыльковых, опылению часто мешают чисто механические причины

(см. примечание Дарвина о наблюдении Суэла). Поэтому при искусственном дополнительном опылении некоторых мотыльковых применяют встряхивание их протаскиванием через посевы веревки.

38. (Стр. 384). Дарвину принадлежат исследования, посвященные опылению Papilionaceae (см. этот том, стр. 632). По данным других исследователей, у *Phaseolus multiflorus* Willd. естественное самоопыление исключается. Что касается *Phaseolus vulgaris* L., то у этого вида, повидимому, оно происходит, хотя преобладающим является и здесь перекрестное опыление.

39. (Стр. 387). Утверждение Дарвина, что *Lathyrus odoratus* L., по его наблюдениям, в Англии неизменно самоопыляется, нуждается в проверке. Дарвин, правда, оговаривается, что Ирли видел посещение цветков душистого горошка пчелами. На это указывают и другие исследователи. Так, Г. Мюллер видел посещение *Lathyrus odoratus* пчелой *Anthidium manicatum*. В отношении других видов этого рода известно, что их рыльца становятся восприимчивыми только после механического раздражения (даже повреждения), производимого пчелами, посещающими цветки. Не доказывает «неизменности самоопыления» и ссылка Дарвина на то, что сорта душистого горошка, высеваемые в смеси, сохраняют свою сортовую типичность. Это явление более сложного порядка. Сортовая типичность при межсортовых скрещиваниях может сохраняться вследствие наличия на рыльце кроме чужой также и своей пыльцы. Пыльца материнских форм растений, возможно, действует, как ментор, как бы сглаживая различия. Главное же заключается в том, что в ряде случаев преобладает материнская наследственность, и поэтому растения после переопыления могут в массе сохранить материнский тип, в то же время увеличив свою мощность, свою жизненность (см. И. Е. Глущенко, Сохранение сортовой типичности гречихи при межсортовом переопылении, «Яровизация», 1941 г., № 2; его же, Всегда ли теряется сортовая типичность при межсортовых скрещиваниях, «Яровизация», 1939, № 5—6; Н. В. Турбин, Результаты свободного переопыления разновидностей капусты, «Агробиология», 1946, № 4).

40. (Стр. 388). Дарвин называет *Bombus lapidarius* пчелой. Вообще, Дарвин иногда говорит о насекомых из рода Bombus как о «пчелах». Это не точно. В отряд Hymenoptera входит подотряд Aculeata (жалящих). В этот подотряд входит семейство Apidae — пчелиных. Apis и Bombus - это два разных рода этого семейства (осы принадлежат к другому семейству — Vespidae). *Bombus lapidarius* — каменный шмель, *B. hortorum* — садовый шмель, *B. muscorum* — моховой шмель, *B. terrester* — земляной шмель, *B. agrorum* — полевой шмель.

41. (Стр. 393). См. примечание 40.

42. (Стр. 394). Речь идет о ксениях 2-го порядка, или метаксениях. Явление метаксений, хорошо изученное у ряда плодовых, представляет большой принципиальный интерес, ибо оно наглядно демонстрирует правильность мичуринской концепции множественности оплодотворения.

43. (Стр. 395). Дарвин правильно объясняет слабость конституции многих сортов гороха «самоопылением в течение продолжительного срока», преобладанием самоопыления у этого вида (хотя и у этого вида Г. Мюллер, Кернер и др. описывали и перекрестное опыление). По этому вопросу имеются интересные данные советских исследователей. У старых «чистых» сортов гороха наблюдаются явления вырождения. При проведении внутрисортовых переопылений вырождающиеся от самоопыления растения восстанавливают свою плодовитость. Горох сорта «Капитал» давал обычно только 17,4% растений, имевших свыше 6 зерен в бобе. От семян внутрисортового скрещивания получено было 61% растений, давших свыше 6 зерен в бобе. Одно растение этой категории давало в среднем по 76 семян вместо обычных 51. Растения при внутрисортовых скрещиваниях увеличивают свою мощность (см. В. З. Шакуров, Внутрисортовое скрещивание гороха, «Яровизация», № 4, 1940; А. Могилева, Внутрисортовые скрещивания гороха, «Яровизация», № 1, 1941). Эксперименты полностью подтвердили следующие слова Т. Д. Лысенко: «Таким образом, попытка противников внутрисортового скрещивания опереться на Дарвина в своем утверждении, что внутрисортовые скрещивания не надо проводить на чистолинейных сортах — более чем неудачная попытка, так как опыты Дарвина, хотя бы с тем же горохом и с другими самоопылителями, говорят за полезность внутрисортового скрещивания» (Т. Д. Лысенко, Внутрисортовое скрещивание и менделистский «закон» расщепления, «Яровизация», 1938, № 1—2, стр. 121).

44. (Стр. 401). *Bartonia aurea* Lindl. — теперь *Mentzelia Lindleyi* Torr. et Gray.

45. (Стр. 402). В роде Passiflora имеется ряд самостерильных видов. Что касается *Passiflora gracilis* Jacq., с которой экспериментировал Дарвин, то его мнение о самофертильности этого вида подтвердилось. При отсутствии насекомых здесь возможно самоопыление благодаря искривлению столбиков и закрыванию цветка на ночь (см. Trelease, Additional notes on the self-fertilization in Passiflora gracilis, «Am. Nat.», XVIII, 1884, стр. 820).

46. (Стр. 402). *Apium petroselinum* L. = *Petroselinum sativum* Hoffm.=*P. hortense* Hoffm. Генсло считал растение гомогамным, но Шульц показал, что цветы явно протерандричны. Опылители — многие двукрылые и перепончатокрылые. Ф. Мюллер отметил изменение в репродуктивной системе растений этого вида при резкой перемене условий выращивания. *Petroselinum sativum*, завезенный в Бразилию из Португалии, дает обильные семена; в то же время растения, выращенные из немецких семян, не дали плодов.

47. (Стр. 404). О возможной причине сохранения сортовых признаков *Lactuca sativa* L несмотря на переопыление, см. примечание 39.

48. (Стр. 405). У *Lactuca sativa* L. обычно имеет место перекрестное опыление; при отцветании наблюдались также спонтанное самоопыление и гейтоногамия (столбики соседних цветков переплетаются между собой). Две последние формы опыления имеют второстепенное значение.

49. (Стр. 405). *Specularia speculum* Alph. DC. сейчас именуется *Legousia speculum Veneris* Fritsch. Этот вид опыляется перекрестно не только двукрылыми, как это отмечает Дарвин, но и перепончатокрылыми (несколько видов пчел). Самоопыление в качестве вспомогательного явления у этого вида наблюдается не только в связи с закрыванием цветка на ночь и во время холодной погоды, как это отмечает Дарвин, но и в период отцветания, вследствие того, что лопасти рыльца так сильно закручиваются, что могут коснуться столбика, запачканного пыльцой из своих собственных пыльников.

50. (Стр. 406). Дарвин ставил опыты с австралийской *Lobelia tenuior* R. Br., которая была позже описана как *Lobelia ramosa* Benth., а также с мексиканским видом *Lobelia fulgens* Willd.

51. (Стр. 409). Предположение Дарвина о том, что на признаки потомства у *Lobelia fulgens* оказало влияние качество, состояние пыльцы, которая была применена при перекрестном опылении, представляет принципиальный интерес. Известно, что как количество пыльцы, участвующей в оплодотворении, так и возраст пыльцы оказывает влияние на наследственные свойства потомства. В опыте Дарвина при перекрестном опылении *Lobelia fulgens* применялась пыльца менее зрелая, чем при самоопылении. Следовательно, и возраст пыльцы был иной и, вероятно, количество полноценной в функциональном отношении пыльцы было также иное. Эти обстоятельства могли отразиться на особенностях потомства.

52. (Стр. 411). *Nemophila insignis* Benth. относится сейчас к сем. Hydrophyllaceae. Имеются данные, что виды рода Nemophila протерандричны.

53. (Стр. 416). Дарвин указывает, что он ставил опыты с *Nolana prostrata*. Известна *Nolana prostrata* L. из Перу, но есть также *Nolana prostrata* Hort. Дарвин, повидимому, имел дело с этой второй формой. Если так, то *Nolana prostrata* Hort. это синоним *Nolana paradoxa* Lindl. из Чили.

54. (Стр. 418). *Petunia violacea* Lindl. представляет значительный интерес для разработки проблемы самостерильности. Положительный эффект перекрестного опыления петунии показан после Дарвина также в работе Рида:

	Первое поколение			Второе поколение		
	I	II	III	I	II	III
Число прорастающих растений (в %)	—	—	—	5	15	95
Высота через 4 м-ца (в дюйм.)	—	—	—	4	6	7
Высота через 6 м-цев (в дюйм.)	—	—	—	10	12	13
Число цветков	126	95	134	40	70	121
Число зрелых коробочек	24	21	48	3	37	50
Средний вес (в млгр.)	19	27	41	1	16	44
Цветков, принесших семян (в %)	19,4	22,5	35,2	9,6	61,6	50

Исследователь разделил петунии на 3 группы (I — самоопыление, II — опыление другими цветами, III — опыление растениями других линий). Мы привели результаты опытов, ибо их интересно сопоставить с данными Дарвина (см. M. Read, Cross-fertilisation of Petunias, «Bot. Gaz.», 1894, том XIX, стр. 336—337). Известно, что у этого вида имеются линии как вполне самофертильные, так и самостерильные. Самостерильность признак изменчивый, в зависимости от возраста растения и внешних условий. Физиологические опыты Ясуда показали наличие у самостерильных петуний каких-то веществ, образующихся в завязи, диффундирующих затем вверх по столбику и тормозящих прорастание собственной пыльцы. Михайлова показала, что если трансплантировать чужое рыльце на столбик самостерильной петунии, а затем самоопылять это рыльце, то можно добиться формирования значительного количества семян (см. П. В. Михайлова, Преодоление самостерильности мичуринским методом трансплантации рылец, «Журн. общ. биол.», т. 10, № 4, 1949 г.).

55. (Стр. 438). Рассуждения Дарвина о результатах скрещивания сортов *Nicotiana tabacum* L. представляют большой принципиальный интерес. Во-первых, все, что здесь говорится о «половом сродстве», свидетельствует о том, что Дарвин понимал избирательность процессов оплодотворения. Во-вторых, отсутствие эффекта от перекрестного опыления Дарвин объясняет известной выравненностью растений в силу длительного преимущественного самоопыления и сходства условий, в которых растения находятся. Дарвин указывает здесь, как это он, впрочем, делает неоднократно, что для положительного действия перекрестного опыления необходимо известное различие в конституциях, различие в репродуктивных системах скрещиваемых форм.

56. (Стр. 442). Предположение Дарвина о протерандричности *Cyclamen persicum* Mill. подтвердилось. Виды рода Cyclamen опыляются вначале при помощи насекомых и имеют клейкую пыльцу, позже пыльца становится порошкообразной и возможно ветроопыление. У *Cyclamen persicum*, как и у *C. europaeum*, имеется еще одно своеобразное приспособление. В начале цветения цветоножка изогнута под прямым углом, к концу цветения цветоножка вместе с цветком свисает вниз (угол доходит до 10°). Это дает возможность цветку, в случае, если не произошло перекрестного опыления, самоопыляться. (См. P. Ascherson, Die Bestäubung von Cyclamen persica Mill., «Ber. d. d. Bot. Ges.», 1892, X, 226—235; F. Hildebrand, Über die Bestäubung d. Cyclamen-Arten, «B. d. d. Bot. Ges.», 1897, т. XV, стр. 292—298).

57. (Стр. 444). Дарвин указывает, что он ставил опыты с *Anagallis collina* var. *grandiflora*. *Anagallis collina* Schousb.— синоним *Anagallis linifolia* L., растущего в Европе, а var. *grandiflora* — садовая разновидность этого вида.

58. (Стр. 448). Подробнее о гетеростилии у примул см. сочинение Ч. Дарвина «Различные формы цветов» и дополнительные материалы к нему (том 7 настоящего издания). В настоящее время ряд исследований посвящен выяснению физиологических основ гетеростилии. Эти исследования имеют то общее значение, что они приближают нас к пониманию характера взаимодействий пыльцевых трубок и тканей пестиков, явлений парастерильности и т. д. (См., например, И. Н. Голубинский, К познанию физиологии прорастания пыльцы. Особенности прорастания пыльцевых зерен Primula officinalis Jacq. в связи с гетеростилией, «Доклады Акад. Наук СССР», 1948, т. LIX, № 2). Этот автор пишет: «Подмеченное еще Дарвином положение о затруднениях и биологической вредности иллегитимного скрещивания у гетеростильных форм Primula подтверждается проращиванием пыльцы in vitro в присутствии рылец своей и противоположной формы» (стр. 365). Хзиен-по-Ценг показал, что при применении пыльцесмесей, состоящих из пыльцы коротких и длинных тычинок у *Primula sinensis*, в длинных столбиках избирается пыльца из длинных тычинок, а в коротких столбиках пыльца из коротких тычинок, хотя сам автор неправильно трактует это явление, как конкуренцию между пыльцой обеих форм (см. Hsien-po Tseng, Pollen tube competition in Primula sinensis, «Journ. of genetics», т. 35, № 2, 1937).

59. (Стр. 453). Эти данные Дарвина о результатах легитимных и иллегитимных скрещиваний у *Fagopyrum esculentum* Mönch. могут быть дополнены рядом новых исследований. Так, Я. С. Модилевский на гречихе сорта «Богатырь» показал, что положительный результат (в смысле образования семян) при легитимном скрещивании дает 59% растений, при иллегитимном — 22,2% и при самоопылении — 30%. Этот автор отмечает: «Опыты по легитимному, иллегитимному опы-

лению и самоопылению показали, что положительный результат легитимного опыления превышает примерно в два с половиной раза результаты иллегитимного и в два раза данные самоопыления... При иллегитимном опылении и самоопылении большинство пыльцевых трубок прекращает свой рост в длинностолбчатых цветах в середине столбика, а в короткостолбчатых в самой верхней части последнего» (Я. С. Модилевский, Ембріологія Fagopyrum esculentum Mönch., Бот. журн. Академии Наук УССР», т. IV, № 1—2, стр. 13, 1947).

60. (Стр. 455). Данные Дарвина об эффекте перекрестного опыления и самоопыления у свеклы могут быть дополнены важными данными советских исследователей. У свеклы делались неоднократные попытки получить путем инцухта высокопродуктивные расы. Однако это оказалось невозможным. Хотя и удалось парализовать отрицательное действие инцухта на плодовитость, «однако преодоление падения плодовитости инцухтируемого материала не исключило отрицательного действия близкородственного оплодотворения и не помогло ошибочному в своей основе методу. Автофертильные расы отличались низкой урожайностью и сахаристостью, а их и без того низкая продуктивность резко снижалась под действием инцухта». Потеря урожая дошла до 30%, снижение сахаристости достигло 3%, и весь инцухтируемый материал не представлял практической ценности (см. Л. А. Головцов, 15 лет инцухта сахарной свеклы, «Яровизация», 1940, № 2, стр. 62, 66). В свете развиваемых Дарвином положений представляет также принципиальный интерес следующий факт. Отсутствие оплодотворения часто обусловливается большой близостью, если не тождественностью половых клеток. Изолированное растение свеклы по этой причине не образует семян (или, как это имело место в опыте Дарвина, дало неполноценные, мало всхожие семена). Однако достаточно было разрезать корень свеклы вдоль на две половины и вырастить эти две половины в несколько отличающихся условиях, как этим самым была преодолена нескрещиваемость. Две половины одного и того же растения свеклы, будучи поставлены в период цветения рядом, дали хорошо завязавшиеся семена, из которых было потом получено нормальное потомство (см. Д. А. Долгушин, Семеноводство зерновых культур, «Яровизация», № 1, 1941 г.).

61. (Стр. 455). О *Canna Warscewiczi* Hort. Кнут пишет: «То, что действительно у некоторых видов Canna (например, у *C. Warscewiczi* Hort.) при окончании цветения происходит аутогамия и аутокарпия, не может быть взято под сомнение после соответствующих исследований Дарвина. Правда, другие опыты показывают, что и в этом случае плодовитость выше, если исходное растение или его потомки опыляются пыльцой другой линии, а не собственной. Поэтому об исключительной аутогамии у Canna не может быть речи, за исключением, быть может, культивированных и растущих в ненормальных условиях растений» (Knuth, указ. соч., т. III, ч. 1, стр. 185).

62. (Стр. 459). Небольшие опыты Дарвина с кукурузой показали дурной эффект самоопыления (инцухта) у этого вида. С тех пор накопился огромный материал, показывающий дурные последствия инцухта и огромное значение разных форм внутривидовой гибридизации у кукурузы. На это следует указать, так как сторонники морганистской генетики часто говорили о том, что якобы на кукурузе доказано плодотворное действие инцухта. На самом деле повышение урожайности кукурузы явилось результатом не инцухта, а *гибридизации* (для которой иногда используются и отдельные инцухтированные линии). На то обстоятельство, что еще в прошлом веке гибридизация кукурузы дала хорошие практические результаты, указывал К. А. Тимирязев. «Гибридные семена кукурузы, дающие хорошее повышение урожайности, могут быть от скрещивания двух местных (высеваемых в районе) хорошо разнящихся сортов, или от скрещивания одного местного сорта (материнская форма) с специально подобранной инцухт-линией (отцовская форма), которая в производстве не высевается из-за ее низкой урожайности и, наконец, от скрещивания специально подобранных инцухт-линий» (Т. Д. Лысенко, «Агробиология», 1947 г., № 2, стр. 11). В инцухтируемых же линиях, взятых сами по себе, падают высота растения, урожайность, устойчивость к заболеваниям и т. д. Хорошие результаты дает, например, для Днепропетровской области скрещивание сортов Броунконти × Грушевская (урожай в среднем на 5,4 ц/га выше стандарта). Гибрид «Степняк» = F_1 от скрещивания линий из сортов Броунконти и Грушевская превышает стандарт на 38,7%, гибрид «Успех» от скрещивания Броунконти с Грушевской 380 превышает стандарт на 4—14 ц/га и т. д. (См. Б. П. Соколов, Гибриды кукурузы, М., 1948).

63. (Стр. 476). Дарвин говорит здесь о дифференцировке половых элементов растений в зависимости от условий существования и о значении этой дифференцировки. С этим следует сопоставить слова И. В. Мичурина: «... растение, приспособляясь к данной местности и данного состава почве, невольно развивает в себе качества, различные от имеющихся качеств другого индивидуума, находящегося в другой местности и на другом составе почвы, а также и в различном положении относительно силы освещения и количества влаги, и вот при гибридизации этих двух индивидуумов получается экземпляр с качествами, выработавшимися из суммы качеств обоих. — Вследствие этого должно всеми силами стараться дать обоим, т. е. материнскому растению и отцовскому растению, как возможно более различного состава среду, как в удобрительных поливках, так в степени влажности или сухости почвы, так и в ее составе, так и в силе света и защищенности...» («Из Архива И. В. Мичурина», цит. по журн. «Яровизация», 1937, № 3, стр. 7).

64. (Стр. 478). Дарвин затрагивает здесь важный вопрос о степени родственной близости растений, участвующих в его опытах. В одних случаях он имеет дело с сортами и разновидностями, в большинстве же случаев — с особями одного и того же сорта или разновидности, отличающимися друг от друга только индивидуальными особенностями. В этих последних случаях, так же как и в первых, обнаруживается полностью преимущество перекрестного опыления. Интересно напомнить, что выводы Найта о стимулирующем эффекте скрещивания были получены прежде всего в результате наблюдений над «гетерозисом» при межсортовых скрещиваниях гороха (см. также примечание 8).

65. (Стр. 498). Дарвин отождествляет свои опыты, при которых иногда применялось искусственное «перенаселение», с теми соотношениями, какие имеют место в природе, а также говорит, как о чем-то одинаковом, о внутривидовой и межвидовой борьбе. По этому вопросу см. Т. Д. Лысенко, Естественный отбор и внутривидовая конкуренция («Агробиология», М., 1948 г.).

66. (Стр. 500). Все приведенные здесь (и в других главах) факты ясно свидетельствуют об увеличении общей *жизненности* растений, полученных от перекрестного опыления. Это увеличение находит свое выражение в целом ряде морфологических и физиологических признаков. Поэтому суждение об эффективности разных форм опыления только по одному-двум признакам (например, по росту), как это делали многие критики Дарвина, является совершенно неправомерным.

67. (Стр. 506). Весь приведенный здесь Дарвином материал о возможной разнородности цветков (и даже отдельных органов цветка) на одних и тех же растительных особях представляет большой принципиальный интерес. Мичуринская генетическая наука накопила весьма обширный материал, говорящий о генетической разнородности тканей одного растения. Дарвин берет здесь только примеры ясно выраженной, главным образом морфологической, гетерогенности, но, конечно, в процессе индивидуального развития в тканях возникают и более тонкие биохимические и физиологические дифференцировки.

68. (Стр. 509). См. примечание 12.

69. (Стр. 510). Дарвин указывает здесь на то, что благоприятное действие от перекрестного опыления не ограничивается первым поколением, а сказывается и в ряде последующих поколений. Это, в частности, важно иметь в виду и при оценке биологии растений-самоопылителей. В настоящее время накопилось достаточно большое количество фактов, говорящих о том, что и у самоопылителей чужая пыльца имеет несомненное значение в опылении. Ее действие может итти или по типу ментора, или чужая пыльца непосредственно участвует в оплодотворении, т. е. и у самоопылителей имеет место в большей или меньшей степени перекрестное опыление. Если же эффект перекрестного опыления сказывается длительно в ряде поколений, то даже время от времени наступающее перекрестное опыление у растений-самоопылителей имеет возможность проявить свое благотворное действие в смысле повышения жизненности растений.

70. (Стр. 514). Значение исторически сложившейся конституции организма для формирования его наследственности очевидно. Однако Дарвин, глубоко понимавший единство организма и условий его существования, что особенно четко выражено им в XII главе этой книги, в данном месте неправильно ставит вопрос, отводя здесь внешним условиям только роль толчка (или «искры», как он делает это в своей известной аналогии). Наследственность и ее изменчивость неотделимы от условий существования организма и могут быть поняты только в единстве с ними (см. Т. Д. Лысенко, Агробиология, М., 1948).

71. (Стр. 531). См. примечание 2.

72. (Стр. 532). В опытах Гильдебранда с *Corydalis cava*, на которые ссылается Дарвин, было проведено 75 перекрестных опылений (в результате которых в 67 случаях образовались семена), 26 гейтоногамных опылений (в результате которых семена образовались в 4 случаях) и 84 самоопыления (не давших результата). В опытах Иоста с этим же объектом 42 перекрестных опыления дали семена в 30 опытах, а 93 самоопыления в 6-ти. Он же показал, что при самоопылении пыльцевые трубки обычно не проникают дальше тканей рыльца. (См. L. Jost, Über die Selbststerilität einiger Blüten, «Bot. Ztg.», т. 65, № V—VI, стр. 77—117, 1907).

73. (Стр. 533). Дарвин говорит о том, насколько быстро климат влияет на «половую конституцию» и как в результате этого изменяется отношение растения к своей или чужой пыльце. Важная мысль об особой чувствительности «половой конституции» высказывалась Дарвином неоднократно. См. также примечание 26.

74. (Стр. 534). Дарвин описывает у *Abutilon Darwinii* явление, заключающееся в том, что к концу сезона самостерильные растения начали образовывать коробочки. Это явление обнаружено было позже у нескольких самостерильных видов (например, у *Nicotiana Sanderae*) и получило не совсем удачное название — «псевдофертильность конца сезона». По существу же речь идет о том, что возрастное изменение растения в сочетании с изменением климатических условий обусловливает изменение отношения обычно самостерильного растения к собственной пыльце.

75. (Стр. 538). Дарвин, ссылаясь на опыты Римпау, говорит о том, что рожь стерильна с своей собственной пыльцой. В целом это является правильным. Принципиальный интерес представляют опыты наших мичуринцев, показавшие, что у ржи можно добиться завязывания семян и устранить неизбежную при инцухте депрессию, если одно растение ржи расчеренковать и выращивать части в разных условиях, а уже затем скрестить полученные таким образом растения. Это делает понятным и некоторые старые данные. Так, в опытах Ульриха приведены такие данные (Ulrich, Die Bestäubung und Befruchtung des Roggens, Halle, 1902. Мы приводим данные Ульриха в сокращенном виде по указ. выше соч. Иоста):

Сорт	% семян при самоопылении	% семян при переопылении колосьев одного куста	% семян при свободном переопылении в поле
Петкусская рожь	1,30	2,52	81,65
Шланштедская рожь	5,02	7,21	77,60

(См. также примечание 12).

76. (Стр. 539). См. примечания 58 и 59.

77. (Стр. 541). Эта мысль Дарвина должна быть правильно понята. Дарвин считает, что перекрестное опыление явилось величайшим благом для организмов, а потому и было обеспечено естественным отбором самыми различными способами. Чрезвычайно важно указание Дарвина на «бóльшую силу действия (prepotency) пыльцы от другой особи по сравнению с собственной пыльцой растения». Здесь Дарвин ясно говорит об избирательности оплодотворения и биологическом, адаптивном значении этого явления. Следовательно, если Дарвин сомневается в том, закрепил ли естественный отбор самостерильность, как способ предотвращения самоопыления, то его сомнения основаны на том, что перекрестное опыление обеспечивается такими разнообразными и эффективными способами, что вряд ли полная самостерильность закрепилась в эволюции организмов, как специальное приспособление.

78. (Стр. 542). Утверждение Дарвина о том, что самостерильное растение может быть опылено пыльцой *любой* другой особи из десятков тысяч, но только не своей пыльцой, является неверным. Правда, Иост пытался это категорическое утверждение Дарвина облечь в физиологическую форму, развивая мысль о том, что каждая особь самостерильного растения вырабатывает особые индивидуальные вещества, тормозящие рост пыльцевых трубок данной особи, но не препятствующие росту пыльцевых трубок *любой* другой особи: «... проводящие ткани [пестиков] различных особей отличаются количественными химическими дифферен-

цировками. Можно представить себе, что пыльцевые трубки содержат те же самые индивидуальные вещества, что и проводящие ткани того же цветка, и что они могут быть побуждаемы к активному росту только тогда, когда в них проникнут чужеродные индивидуальные вещества» (J o s t, Über Selbststerilität einiger Blüten, «Bot. Ztg.», т. 65, № 5—6, 1907, стр. 111). Детальное изучение явлений самостерильности у плодовых, особенно у Prunus и Pirus, а также у *Cardamine pratense*, *Nicotiana Sanderae* и др. показало, что в пределах вида, особи которого самостерильны, скрещиваются отнюдь не любые две особи, а что существуют определенные группы особей, семьи, линии и т. д., в пределах которых скрещивание обычно не дает результата, в то время, как при межгрупповых скрещиваниях результаты получаются. К сожалению, важная проблема самостерильности мало изучена в биологическом, физиологическом и цитологическом отношениях, но очень детально разрабатывалась генетиками менделевско-моргановского направления, которые свели все дело к «обнаружению» многочисленных «генов стерильности» и к рассуждениям о том, как эти гены должны передаваться по наследству. А так как явления самостерильности никак не укладывались в эти надуманные схемы, то количество генов в этой области размножалось быстрее, чем в какой-либо другой, создавались многочисленные дополнительные гипотезы о различных системах генов стерильности, действующих гипостатически или эпистатически, о генах-модификаторах стерильности, о мутировании генов стерильности в процессе индивидуального развития и т. п. Все это оказалось теоретически неверным и практически совершенно бесплодным для дела преодоления стерильности у культурных растений. Наоборот, весьма полезными для понимания данного явления оказались физиологические и цитологические исследования (о некоторых мы упоминали в примечаниях 58 и 59) и чрезвычайно важными и эффективными явились мичуринские методы преодоления нескрещиваемости (в том числе и самостерильности).

79. (Стр. 544). См. примечание 43.

80. (Стр. 552). Данные, приводимые Дарвином для клеверов, подтверждаются и новыми исследованиями. Так, например, для *Trifolium pratense* имеются интересные опытные данные Лорха и Рудзинского. Приводим данные Рудзинского:

Опыление пыльцой	Число головок	Процент оплодотворившихся цветков	Вес семян в 1 головке (в г)
Того же цветка	20	5,0	0,06
Цветков той же головки	31	35,5	2,45
Цветков др. головок того же куста . . .	23	43,3	3,65
Цветков другого куста	15	73,3	21,0
Опыление в естественных условиях . . .	147	—	25,35

Приведенные цифры интересны для сопоставления эффекта автогамии, ксеногамии и гейтоногамии. — Преимущество потомства, полученного в результате перекрестного опыления, над потомством от самоопыления показал у красного клевера также Кирк (L. K i r k, Artificial selfpollination of Red-Clover, «Sci. Agric.», т. 5, стр. 179). Межсортовые переопыления красного клевера резко повышают урожай. Так, для сорта «Носовский» урожай в опытах Травина равнялся 36,8 ц/га, а для того же сорта, в тех же условиях, но при переопылении, урожай равнялся 52,1 ц/га (см. И. С. Т р а в и н, Естественное межсортовое скрещивание красного клевера, «Сел. и сем.», 1939, № 10—11, и П. Н. В е п р и к о в, Опыление сельскохозяйственных культур, М., 1936).

81. (Стр. 552). Приведенное здесь указание Дарвина о «совершенной» самостерильности *Petunia violacea* связано, повидимому, с тем, что Дарвин имел дело с полностью самостерильной линией. См. также примечание 54.

82. (Стр. 553). Сейчас обычно относят роды Lobelia и Isotoma к сем. Lobeliaceae, а Campanula к сем. Campanulaceae.

83. (Стр. 554). Утверждение Дарвина о том, что «громадное число видов [орхидей] стерильно, если устранены насекомые», полностью подтверждено и новей-

шими исследованиями. Кирхнер указывает, что из примерно 15 000 видов орхидей автогамия имеется у 150 видов, т. е. у 1%! (O. Kirchner, Über Selbstbestäubung bei den Orchideen, Flora, 15, № 2—3, 1922).

84. (Стр. 556). Утверждение Дарвина о «высокой самофертильности» *Beta vulgaris* должно быть исправлено (см. примечание 60).

85. (Стр. 558). Замечание Дарвина о самоопылении пшеницы, в связи с опытами А. Дж. Вильсона, представляет большой принципиальный интерес. Дарвин оказался прав, взяв под сомнение мысль Вильсона о том, что пыльца, высыпаемая выставившимися наружу пыльниками пшеницы, совершенно бесполезна. Теперь мы знаем, что чаще всего и у самоопылителей на рыльцах образуется «естественная пыльцесмесь», и это имеет большое значение для процесса оплодотворения. Известный советский специалист М. Якубцинер приводит многочисленнейшие факты, свидетельствующие о перекрестном опылении у пшеницы, и приходит к выводу, что «даже у так называемых облигатных самоопылителей, например, у пшеницы, в естественных условиях постоянно совершается в большем или меньшем масштабе перекрестное опыление» (М. М. Якубцинер, На новых путях селекции, «Селекция и семеноводство», 1946, № 7—8, стр. 75).

86. (Стр. 559). Poinsettia, о которой упоминает Дарвин, это центрально-американская *Euphorbia pulcherrima* R. Grah.

87. (Стр. 563). Дарвин возвращается здесь снова к вопросу о значении количества пыльцевых зерен. См. примечания 3 и 9.

88. (Стр. 581). Дарвин часто говорит о большом биологическом значении нектароносности растений. В этой связи следует указать, что нектарники, образующиеся на разных частях цветка, выделяют значительные количества нектара. Так, у донника (Melilotus) один цветок выделяет 0,16 мг нектара, но благодаря большому количеству цветков растения с площади в 1 гектар дают около 300 кг нектара, фацелия (*Phacelia tanacetifolia*) с одного гектара дает до полутонны нектара и т. д. Содержащие нектар цветы составляют, по Кирхнеру, не менее 87% всех растений, опыляемых при помощи насекомых. По данным И. А. Руцкого, у ваточника *Asclepias cornuti*, являющегося прекрасным медоносом, ход нектара в течение сезона цветения и в течение суток вполне согласуется с закономерностями лёта насекомых и должен рассматриваться как приспособление к этой функции цветка, к его перекрестному опылению (Сборник «Научная конференция Воронежского университета», Воронеж, 1945). Интересно также старое наблюдение Бонье, установившего, что у *Mirabilis hybrida* продукция нектара наиболее высока к моменту полной зрелости пыльников. В тексте Дарвина иногда вместо «нектар» употребляется слово «мед». Это не совсем точно, так как по составу они несколько отличаются друг от друга (в меду преобладает уже инвертированный сахар).

89. (Стр. 583). Вопрос о том, на какое расстояние переносится пыльца ветром и какое это имеет реальное значение для перекрестного опыления, изучался неоднократно. Так, показано, что пыльца свеклы переносится ветром на расстояние до 4500 метров в горизонтальном направлении и 2200 метров в высоту. Для пшеницы имеются данные Сорокина. Автор правильно говорит о том, что «строение цветка пшеницы заставляет предполагать легкую возможность чужеопыления у этого растения» (ср. примечание 85). В опытах, в которых кастрированные колосья пшеницы находились на различных расстояниях от источников пыльцы, процент завязывания и количество пыльцевых зерен, попадающих на 1 кв. см поверхности, оказались следующими (таблица приведена в несколько сокращенном виде):

Расстояние от источника пыльцы (в м)	Среднее число пыльцевых зерен на 1 кв. см	% завязывания для лютесценс 062	% завязывания для гордеиформе 010
10	163	13,9	36,0
50	88	7,0	12,4
100	69	0,6	7,6
300	51	3,2	0,5

(К. А. Сорокин, Распространение пыльцы пшеницы при помощи ветра, «Докл. ВАСХНИЛ», 1939 г., вып. 16).

90. (Стр. 583). Относительно представлений Дарвина о психических способностях насекомых см. примечания 95 и 96.

91. (Стр. 584). Нужно различать первичное и вторичное ветроопыление (анемофилию). В эволюции растений первичным было, повидимому, ветроопыление. Затем совершился переход к опылению при содействии насекомых (энтомофилия) или других животных (особенно — птиц). Но у ряда растений совершился вторичный переход от энтомофилии к анемофилии. Возможно, что вторичная анемофилия возникла как приспособление, связанное с недостатком насекомых. Ряд растений находится в промежуточном состоянии, опыляясь как при помощи ветра, так и при помощи насекомых (например, *Plantago media*, *Thalictrum minus* и др.).

92. (Стр. 589). Приспособления растений к перекрестному опылению чрезвычайно многообразны. Делались неоднократные попытки классифицировать эти приспособления. Так, например, Кноль (F. Knoll, Bestäubung, «Handwörterbuch der Naturwissenschaften, т. I, стр. 870—908, Jena, 1931) в качестве приспособлений к перекрестному опылению указывает: 1) хазмогамию как таковую, 2) однодомность и двудомность (включая наблюдающуюся иногда у однодомных растений своего рода «дихогамию», именуемую в этих случаях метагинией и метандрией), 3) морфологический гермафродитизм при физиологической однополости (в этих случаях физиологические ♀♀ именуются гинодинамичными, а ♂♂ — андродинамичными), 4) полигамию, 5) дихогамию, 6) геркогамию, 7) гетеростилию, 8) гамотропические движения, 9) разные формы предпочтения чужой пыльцы, самостерильности и т. д. (Классификация Кноля нами несколько сокращена; см. также выше примечание 1). Приспособлениями к перекрестному опылению являются также различные «оптические» и химические способы привлечения насекомых, а также вырабатываемые растениями вещества (нектар и др.). Чрезвычайно многообразны и структурные особенности различных цветков, обеспечивающие опыление при содействии насекомых. Сюда относятся различные приспособления: 1) укрепляющие «посадочные площадки» для насекомых, 2) облегчающие доступ к нектару, 3) «направляющие» насекомых к нектару, 4) «рычаги», «щеточки», «насосики», клейкие вещества и образования, ловушки разных типов и т. п. приспособления цветков, при помощи которых обеспечивается перекрестное опыление.

93. (Стр. 589). Следует еще раз подчеркнуть, что Дарвин правильно решает проблему происхождения и смысла полового размножения в неразрывной связи с вопросом о биологическом значении перекрестного оплодотворения организмов.

94. (Стр. 590). Насекомые в разной степени приспособлены к опылению цветков. С другой стороны, и цветки обнаруживают разные степени специализации и приспособления к опылению насекомыми. В отношении опыления различаются, вслед за Лёвом, следующие 4 группы насекомых: 1) аллотропные насекомые, без специальных приспособлений к «эксплоатации» цветка. Насекомые этой группы имеют только ограниченное значение для опыления. Сюда относится большинство Coleoptera, Neuroptera, Hemiptera и др.; 2) гемитропные насекомые, частично специализированные и имеющие большее значение для опыления. Сюда относится ряд коротокохоботных Apidae, большинство бабочек и др.; 3) эутропные насекомые, односторонне и высоко специализированные для опыления цветков (длиннохоботные Apidae и Sphingidae); 4) дистрофные насекомые, не пригодные к опылению посетители цветков, часто вредящие им (муравьи, личинки ряда насекомых и др.). Известно, что из среднеевропейских растений 80% опыляются при помощи насекомых (и в незначительной степени при помощи других животных), 19% анемофилы и 1% прочие. Большинство насекомых, посещающих цветки, относится к Hymenoptera, затем следуют Lepidoptera и Diptera. По данным одних авторов, удельный вес Hymenoptera в посещении цветков равен 46,9—52,5%. По другим данным, пчелы составляют 73%, шмели — 21% и другие насекомые — 6% от общего числа насекомых, посещающих цветки. По характеру приспособления цветков к насекомым Кирхнер (1911), следуя в основном за Г. Мюллером (H. Müller, Alpenblumen, 1881), различает следующие группы и дает им условные буквенные обозначения (весьма широко распространенные и в настоящее время, почему мы их и приводим):

I. Растения без узкой специализации, посещающиеся представителями разных отрядов насекомых:

1) цветки посещаются ради пыльцы (Po),
2) цветки с открытым нектаром (A),

3) цветки с частично скрытым нектаром (AB),
4) цветки с полностью скрытым нектаром (B),
5) «сообщества» совокупности цветков (B[1]);

II. Растения, приспособленные к ограниченному кругу посетителей:

6) цветки, приспособленные к опылению Diptera (D),
7) цветки, приспособленные к опылению Hymenoptera (H),
8) цветки, приспособленные к опылению бабочками (F).

Некоторые из этих групп разбиты на подгруппы. Классификации Лёва соответствуют следующие категории Кирхнера: аллотропным — Po, A, AB, многие из D; гемитропным — B и B[1]; эутропным — H и F. (См. O. Kirchner. Blumen und Insekten, Leipzig, 1911; E. Loew, Einfuhrüng in die Blütenbiologie, Berlin, 1895).

95. (Стр. 594). Вопрос о том, что именно привлекает пчел и других насекомых к цветкам, в достаточной степени выяснен современными экспериментальными исследованиями. Доказано, например, Фришем, что пчелы различают цвета (они отличают синий от серого, не отличают красный от серого, воспринимают ультрафиолетовые лучи). Глаз пчелы дает достаточно ясное изображение предметов, но острота ее зрения значительно меньше, чем у человека. Пчелы различают запахи. С далекого расстояния пчелы руководствуются окраской цветка, а с более близкого также и запахом. Опыты Кноля с *Bombylius fuliginosus* (из Diptera) показали, что и эти насекомые в некоторой степени различают окраски, запахи же для них не играют роли. Бабочка *Macroglossum stellatarum*, по Кнолю, различает окраски (особенно голубовато-зеленые и желто-зеленые), имеют значение также яркость и насыщенность окраски. Доказано, что для различения цветов имеют также значение общая величина и характер рисунка цветка. Хотя эти бабочки различают некоторые запахи, но при посещении цветков этот фактор, повидимому, не играет роли (см. К. Фриш, Из жизни пчел, 2-е изд., М.—Л., 1935; Fr. Knoll, Insekten und Blumen, Wien, 1926).

96. (Стр. 595). Вопрос о «памяти» пчел и способах, при помощи которых пчелы сообщают друг другу о находке богатых источников нектара или пыльцы, также в достаточной мере выяснен экспериментальными исследованиями. Фриш показал, что у пчел имеется своеобразная сигнализация при помощи особых движений — «танцев», продолжающихся от нескольких секунд до минуты. Танец вернувшейся в улей пчелы извещает не о том, где найден корм, а только о том, что таковой имеется в достаточном количестве. Возбужденные танцем другие пчелы вылетают на поиски корма. Во время танцев может играть роль и «обонятельный сигнал», так как танцующая пчела несет на себе аромат цветков определенного вида. Кроме того, пчелы испускают и свой собственный запах («пахучий валик» с запахом мелиссы). Для сборщиц пыльцы имеют значение особая форма сигнализации и запах пыльцы. Пчелы при полетах ориентируются также общим расположением предметов, ориентируются по солнцу и т. д. Однако инстинкт и у пчел имеет весьма «тесные рамки», что ясно отграничивает его от высших форм психической деятельности.

Новые исследования показали далее, что так называемый «круговой танец» пчелы — это сигнализация о близком расположении источника корма (на расстоянии до 50 метров). Если корм расположен на расстоянии 50—100 метров от улья, то к круговому танцу примешивается также «виляние». А для сигнализации более отдаленных расстояний пчелы применяют только виляющий танец. Имеются и определенные элементы танца (длительность прямого пробега, число виляний), сигнализирующие пчелам-сборщицам расстояние до места нахождения корма. Само направление прямого побега указывает направление, в котором следует искать пищу. Наличие сложной системы сигнализации у пчел делает возможным и дрессировку пчел на определенный корм, что применяется в нашем советском пчеловодстве (см. Б. Н. Шванвич, Новое о сигнализации у пчел, «Успехи совр. биологии», т. 29, № 1, 1950; К. Фриш. Из жизни пчел, 2-е изд., М.— Л, 1935; K. v. Frisch. Die Tänze der Bienen, «Oesterreich. zoologische Zeitschrift», 1, 1946).

97. (Стр. 597). Насекомые, и в частности пчелы, переносят огромные количества пыльцы. По данным одних авторов, одна пчела несет на себе до 75 000 пыльцевых зерен, по другим данным — в обножке пчелы содержится до 100 000 пыльцевых зерен. По данным Клингена, одна пчелиная семья за день посещает около 36 000 000 цветков, По данным Губина, одна пчела, работающая на клевере, за 40 дней делает около 368 460 посещений. Отсюда ясно, какое огромное

значение насекомые, и особенно пчелы, имеют для перекрестного опыления Это иллюстрируется и другими данными. Так, опыты Харьковской пчеловодной станции на площади в 102 га показали, что в урожае подсолнечника с участка, расположенного на расстоянии 400 метров от пчельника, оказалось пустых семян 7,3%, на расстоянии 600 метров — 14,4%, на расстоянии 1070 м — 25,0%, на расстоянии 1600 м — 31,1%. На хлопчатнике оказалось, что урожай хлопка-сырца в изоляторе без пчел равен 198,52 г, в изоляторе с пчелами равен 371,26 г. Урожай гречихи при наличии значительного количества пчел может возрастать в 3—4 раза. Урожай семян белокочанной капусты при помощи пчел повышается почти в 5 раз. Цветы, изолированные от пчел, давали стручки средней длины в 5,8 см с средним числом семян — 4,5, а при опылении при содействии пчел средняя длина стручков была 9,0 см, а среднее число семян в стручке — 19,5. (См. В. Н. Андреев, Пыльца растений, собираемых пчелами, Харьков, 1925; П. Н. Веприков, Об опылении сельскохозяйственных растений, М., 1936; А. Ф. Губин и А. Халифман, О прошлой, настоящей и возможной роли насекомых в опылении растений, «Яровизация», 1940, № 2; Кротовский, Семеноводство капусты, 1930; А. Ф. Губин, Медоносные пчелы и опыление красного клевера, М., 1947).

98. (Стр. 600). См. примечание 96.

99. (Стр. 605). Данные Генсло можно интерпретировать и в том смысле, что перекрестное опыление усиливает экологическую пластичность растений.

100. (Стр. 606). Проблема *Ophrys apifera* рассмотрена в комментариях к сочинению Дарвина «Приспособления орхидей и т. д.», примечания 14 п 15.

101 (Стр. 609). Эти рассуждения Дарвина представляются нам исключительно важными. Дарвин ставит здесь вопрос о связи между перекрестным опылением, избирательностью к пыльце других особей и адаптивностью.

102. (Стр. 618). Характеристика значения работы Шпренгеля весьма неточная (см. примечания 5 и 6).

103. (Стр. 618). Эта дарвиновская концепция оплодотворения, — понимание взаимодействия между пыльцой и тканями пестика, понимание того, что оплодотворение начинается, в сущности, с момента прорастания пыльцы на рыльце и заканчивается слиянием половых элементов, — является замечательным предвосхищением. Мичуринская биологическая наука развила и углубила эти представления.

104. (Стр. 621). Получение семенного материала из других мест, обмен семян, совместное выращивание растений одного сорта, но из семян разного географического происхождения, и т. п. имеет под собой серьезную основу в биологии оплодотворения растений. Эти приемы в ряде случаев рекомендуются мичуринской биологической наукой.

105. (Стр. 621). Инбридинг, как правило, вреден для всех организмов, в том числе и для человека. Когда речь идет о человеке, необходимо всегда помнить, что человек является существом, подчиненным качественно своеобразным социальным закономерностям.

106. (Стр. 623). Это утверждение Дарвина не может быть принято в абсолютной форме. Известно, что в некоторых случаях пыльца данного вида способствует оплодотворению пыльцой другого вида, находящейся с ней в смеси. На этом основан эффективный метод преодоления нескрещиваемости пыльцесмесями, предложенный Мичуриным. Вот, что пишет по этому вопросу Мичурин: «Своя пыльца, конечно, [в] небольшом количестве попавшая на соединенные пестики при опылении пыльцой другого вида, не всегда вредна, напротив, в некоторых случаях, когда взятые два вида упорно отказывались соединиться, прибавка материнской пыльцы в очень малом проценте способствовала принятию чужой пыльцы; из этого можно предположить, что своя пыльца каждого цветка имеет способность, вероятно, легче возбуждать пестик к акту оплодотворения и, можно думать, вводить вместе с собой и чужую пыльцу» (И. В. Мичурин, Соч., том I, стр. 481, 1939).

СТАТЬИ И ЗАМЕТКИ ПО ВОПРОСАМ ОПЫЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ

(1855—1882)

ПРИМЕЧАНИЯ И. М. ПОЛЯКОВА

1. (Стр. 629). Заметка Дарвина о нектарниках представляет принципиальный интерес. Некоторые критики дарвиновской теории цветка, ссылаясь на существование внецветковых нектарников, отрицали вообще их приспособительное значение, как органов, способствующих привлечению насекомых и, следовательно, опылению цветка. Например, Бонье рассматривал нектар только как скопление резервных материалов и утверждал, что невозможно предположить, будто «в структуре и положении нектарников все рассчитано применительно к посещению насекомыми и что нектарники имеют исключительную цель производить нектар, необходимый насекомым» (Bonnier, 1879, стр. 33). Нетрудно заметить, что сама постановка вопроса, данная Бонье, является ошибочной. Бонье абсолютизирует и суживает представление о роли нектарников, а затем опровергает это неправильное, им же созданное, представление. Он не понимает также того, что один и тот же приспособительный эффект (привлечение насекомых) достигается подчас разными путями и что, с другой стороны, один и тот же орган в организме как целом может нести различные функции (мультифункциональность). К тому же данные Бонье грешат и многими фактическими ошибками. Так, например, он утверждает, что губоцветное *Melittis melissophyllum* L. не имеет нектара и не посещается насекомыми, хотя и имеет внешний вид нектароносного растения. На самом деле трубка венчика, длиной в 25—35 мм, на 7—10 мм обычно заполнена нектаром и растение это опыляется шмелями и ночными бабочками.

Если даже выработка нектара возникала в связи с обменом веществ в различных органах растения, то важнейшее биологическое значение нектар приобрел именно в цветке в связи с опылением. Мы видим, что Дарвин еще в 1855 году дал совершенно четкую постановку этого вопроса, подробнее разработанного им в IX главе «Действия». (См. также примечание 88 к «Действию»).

2. (Стр. 634). Предположение Дарвина, что лупин опыляется только при помощи шмелей, а не при помощи медоносных пчел, нуждается в поправке. В качестве опылителей *Lupinus luteus* наблюдались *Apis mellifica*, *Bombus lapidarius*, *terrester*, *agrorum*, *Megachile maritima* и др. Сходные опылители — и у других видов лупина.

3. (Стр. 634). См. примечания 37, 38, 39 к «Действию».

4. (Стр. 637). Трудно переоценить значение этой статьи Дарвина. Нужно напомнить, что к моменту опубликования этого труда взгляды Шпренгеля на широкое распространение перекрестного опыления и на механизм цветка игнорировались почти всеми ботаниками, а господствовало линнеевское представление о том, что опыление обоеполых цветков это — самоопыление. Подобный взгляд отображен в наиболее солидных ботанических трудах того периода (Декандоль, Воше, Лекок, Фурнье, Тревиранус и др.).

В небольшой статье Дарвина мы находим набросок важнейших идей, развитых в последующих ботанических трудах великого натуралиста. Здесь подняты такие вопросы: 1) механизм цветка и роль насекомых-опылителей; 2) широкое распространение или даже преобладание перекрестного опыления; 3) «закон скрещивания» — биологическое преимущество перекрестных оплодотворений; 4) интимные физиологические механизмы перекрестного оплодотворения, связанные с большей оплодотворяющей силой пыльцы от другой особи. Таким образом, новейшая биология цветка датирует от выхода в свет этой небольшой статьи Дарвина.

5. (Стр. 638). Это утверждение Дарвина нуждается в исправлении. Согласно позднейшим исследованиям, *Trifolium procumbens* посещается пчелами *Apis mellifica*, *Anthrena schrankella*, *Halictus flavipes* и *H. nitidiusculus*, несколькими видами мух и бабочками *Epinephele janira*, *Lycanea icarus*.

Что касается *Vicia hirsuta*, то это растение посещается как медоносной пчелой, так и маленькими пчелами *Anthrena convexiuscula*, *Halictus flavipes* и бабочками *Coenonympha pamphilus*, *Lycaena aegon*, а также двукрылыми из *Dolichopodidae*.

6. (Стр. 641). Виды Vinca характеризуются в настоящее время, как обладающие геркогамными цветками со скрытым нектаром. Шпренгель в свое время неправильно истолковал механизм цветка Vinca, как приспособление к самоопылению. Дарвин сумел дать правильное объяснение механизма цветка у видов Vinca.

Что касается насекомых-опылителей, которых Дарвину не удалось наблюдать, то позже было отмечено, что *Vinca major* посещается следующими перепончатокрылыми: *Bombus hortorum*, *agrorum*, *terrester*, *Eucera clypeata*, *longicornis*, *Podalirius acervorum*, *crinipes* и др. У *Vinca minor* наблюдались посещения *Apis mellifica*, *Anthophora pilipes*, *Osmia rufa* и многих шмелей, а также некоторых мух.

7. (Стр. 647). Впоследствии были сделаны наблюдения над посещением цветков *Fumaria officinalis* как пчелами, так и дневными бабочками. У Corydalis посетителями являются, главным образом, разные виды пчел и шмелей (см. также примечание 72 к «Действию»).

8. (Стр. 648). Эта небольшая заметка Дарвина представляет большой принципиальный интерес. В ней отображается борьба великого натуралиста за «принцип полезности», за познание биологического смысла любых морфологических или физиологических особенностей организма в свете теории естественного отбора. История заметки такова. В журнале «Nature» (т. IX) 2 апреля 1874 г. появилось письмо известного антидарвиниста Майварта, обращающее внимание на прилагаемую к письму заметку Моггриджа, озаглавленную «Замечание о видимо бесполезной окраске цветков одной дымянки (*Fumaria capreolata* var. *pallidiflora*, *F. pallidiflora* Jord.)». Моггридж указывает, что цветки этого растения до оплодотворения имеют белую окраску, а после оплодотворения приобретают вначале розоватую, а затем яркую малиновую окраску, хотя задача привлечения насекомых перед цветком уже не стоит и эта яркая окраска является, следовательно, бесполезной. Моггридж делает следующий общий вывод: «Этот незначительный факт может быть поставлен в один ряд с другими фактами, поучающими нас тому, что одновременно с вполне полезными организму структурами и видоизменениями имеются другие, которые, насколько возможно судить, являются и не полезными и не вредными для их обладателей, хотя они могут представлять особенности, привлекающие специально наше внимание и восхищение» (т. IX, стр. 423). Естественно, что этот вывод понравился Майварту, который использовал его, стремясь опорочить дарвиновскую теорию цветка.

Ответ Дарвина говорит о том, что этот факт отнюдь не противоречит теории отбора, если предположить, что указанные дымянки опыляются ночными бабочками и что, кроме того, отбор мог здесь фиксировать привлекающий насекомых запах, а яркая окраска в этом случае могла бы не играть прямой роли в смысле привлечения насекомых.

К заметке Дарвина приложена небольшая статья Г. Мюллера, также посвященная критике Моггриджа. Г. Мюллер указывает, что насекомые очень редко посещают *Fumaria capreolata*, цветок которой утерял некоторые морфологические особенности, делающие его приспособленным к перекрестному опылению. «Если это мое предположение является правильным,— пишет Г. Мюллер,— оно бы полностью объяснило наблюдение Моггриджа, так как в этом случае окраску цветков этой дымянки нужно рассматривать как унаследованную от предков, которым она была вполне полезной; для дегенерировавших потомков окраска сделалась бесполезной и вышла поэтому из-под влияния естественного отбора» (т. IX, стр. 461).

В следующем номере журнала 23 апреля 1874 г. другие авторы весьма резонно указывали, что можно не прибегать даже к допущениям, сделанным Дарвином и Мюллером, а объяснить данное явление с точки зрения теории естественного отбора. Так, Мур (S. Moore, т. IX, стр. 484) пишет: «Не является ли возможным, что бледная окраска окажется более привлекательной для насекомых-опылителей, чем более яркая окраска?» Дело ведь не сводится всегда к яркости цветка, и некоторых насекомых, быть может, больше привлекает светлая окраска. Комбер (T. Comber, т. IX, стр. 484) выдвигает другое весьма разумное объяснение. В соцветии не все цветки раскрываются одновременно и, быть может, раньше распустившиеся и сделавшиеся более яркими цветки будут привлекать насекомых к соцветию в целом «точно так же, как у некоторых растений (напр., Poinsettia) ярко окрашенные прицветники, окружающие цветки, привлекают насекомых к сравнительно малозаметным цветкам».

Интересно и следующее обстоятельство. В 1877 г. в «Nature» было опубликовано письмо Ф. Мюллера, в сопровождении заметки Дарвина, которая нами также помещается в этом томе. Дарвин, однако, в своей заметке почему-то не обратил внимания на интересное место из письма Ф. Мюллера, имеющее прямое отношение к рассматриваемому выше вопросу. Ф. Мюллер пишет (т. XXVII, стр. 79): «По Дельпино изменяющаяся окраска некоторых цветков указывает насекомым-опылителям нужный момент для опыления. У нас растет здесь Lantana, цветки которой в первый день желтые, во второй — оранжевые и в третий — пурпурные. Это растение

посещается различными бабочками. Насколько мне удалось наблюдать, пурпурные цветки никогда не посещаются. Некоторые виды погружают свои хоботки в желтые и оранжевые цветки (*Danais erippus*, *Pieris aripa*), другие, как я до сих пор наблюдал, исключительно — в желтые цветки первого дня (*Heliconius apseudes*, *Coloensis julia*, *Eurema leuce*). Этот случай представляет значительный интерес. Если бы цветки отпадали к концу первого дня, то соцветие сделалось бы значительно менее заметным; если бы они не изменяли своей окраски, то бабочки теряли бы много времени, погружая свой хоботок в уже оплодотворенные цветки».

К аналогичному взгляду из более поздних авторов пришел Кнут (Knuth, II, 1, 76), который пишет о *Fumaria capreolata* v. *pallidiflora*: «Своеобразное изменение окраски цветка после оплодотворения объясняется тем, что уже оплодотворенные цветки увеличивают заметность всего соцветия, сами же они опознаются высокоразвитыми насекомыми-посетителями, как уже лишенные нектара. Сходное явление имеет место у *Ribes aureum* и *sanguineum*, *Weigelia rosea*, *Melampyrum pratense* и др.».

Мы видим, таким образом, что этот интересный вопрос вполне может быть интерпретирован с точки зрения теории естественного отбора.

9. (Стр. 654). Круг вопросов, намечаемых Дарвином для дальнейших исследований, представляет значительный интерес. С одной стороны, это вопросы, связанные с дальнейшим исследованием взаимоотношения цветов и насекомых-опылителей, с другой стороны — это вопросы, связанные с интимными процессами оплодотворения растений. Первая группа вопросов разработана была после Дарвина достаточно подробно (в частности, был уточнен процесс опыления и список насекомых-опылителей и для видов растений, упоминаемых здесь Дарвином). Разработка второй группы вопросов была углублена только в свете мичуринского учения об избирательности оплодотворения (вопросы биологии и физиологии процессов оплодотворения).

ЛИТЕРАТУРА

ОБ ОПЫЛЕНИИ И ОПЛОДОТВОРЕНИИ РАСТЕНИЙ, ЦИТИРОВАННАЯ ВО ВСТУПИТЕЛЬНОЙ СТАТЬЕ И. М. ПОЛЯКОВА

Авакян А. А. и Фейгинсон Н. И., Результаты многолетних опытов межсортового свободного переопыления озимой ржи. Агробиология, 1946, № 3.

Авакян А. А. и Ястреб М., О наличии признаков двух отцовских сортов в гибридном потомстве. Агробиология, 1948, № 5.

Аверьянова О. П., Внутрисортовое скрещивание баклажан. Яровизация, 1941, № 1.

Амбодик (Максимович) Н. М., Ботаники первоначальные основания, ч. I и II, СПб., 1795—1796.

Аренс Л. Е., Очерк истории культуры медоносных растений на русской почве. Труды прикл. бот., ген. и сел., т. XXII, № 5, стр. 3—78, Л., 1930.

Арутюнов Л. Г., Прорастание пыльцы хлопчатника при внутрисортовых скрещиваниях. Яровизация, 1940, № 1.

Бабаджанян Г. А., Избирательная способность оплодотворения сельскохозяйственных растений, Ереван, 1947.

— Заметки о явлениях полового ментора у растений. Известия АН СССР, серия биологич., 1949, № 4.

Беликов Б., Перерождение растений и возрождение их через образование новых разновидностей, М., 1840.

Бербанк Л., Эволюция и изменчивость при основном значении пола. Яровизация, 1940, № 4.

Бердышев А. П., А. Т. Болотов — первый русский ученый агроном, М., 1949.

Болотов А. Т., Сельский житель, ч. I и II, листы 5, 18 и 25, М., 1778.

— О семенах. Экономический магазин, ч. III, стр. 321—330, 1780.

— Руководство к познанию лекарственных трав. Экономический магазин, ч. VII, стр. 3—14, 49—60, 97—109, 1781.

— О костере. Экономический магазин, ч. XX, стр. 129—136, 1784.

— Об оплодораживании гвоздик через искусство. Экономический магазин, ч. XXI, стр. 321—327, 1785.

— О средстве к сделанию неплодородных дерев плодородными. Экономический магазин, ч. XXVII, стр. 90—96, 1786.

— Некоторые замечания об орешнике и о том, чем плодородию орехов поспешествовать можно. Труды Вольного экономического общества, т. 56, стр. 293—314, 1804.

— Опыт над яблочными семенами. Земледельческий журнал, № 9, стр. 376—388, 1823.

Бородин И. П., Процесс оплодотворения в растительном царстве, СПб., 1888.

Варунцян И. С., Генетическая наука в селекции хлопчатника. Яровизация, 1940, № 2.

Волкенштейн П. Е., Нравы насекомых в отношении опыления растений. Вестник Рос. общ. садоводства, 1877, стр. 2—16, 65—76. (Здесь же реферат работы Ч. Дарвина о перекрестном опылении.)

Глущенко И. Е., Сохранение сортовой типичности гречихи при межсортовом переопылении. Яровизация, 1941, № 2.

— Вегетативная гибридизация, М., 1948.

Головин В., Рассуждение о жизни растений, М., 1825.
Головцов Л. А., 15 лет инцухта сахарной свеклы. Яровизация, 1940, № 2.
Гомилевский В., Чарльз Роберт Дарвин перед лицом сельских хозяев. Записки Общ. с.-х. юж. России, 1882, июнь, стр. 370.
Горянинов П., Начальные основания ботаники, СПб., 1827.
Дарвин Ч., Происхождение видов. Сочинения, изд. АН СССР, т. 3, М.—Л., 1939.
— Изменение животных и растений в домашнем состоянии, изд. Сельхозгиза, М.—Л., 1941. (В изд. АН СССР войдет в состав 4-го тома Сочинений.)
— Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. Сочинения, изд. АН СССР, настоящий том.
— Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми. Сочинения, изд. АН СССР, настоящий том.
— Различные формы цветов у растений одного и того же вида. Сочинения, изд. АН СССР, т. 7, М.—Л., 1949.
— Автобиография. Полное собрание сочинений. ГИЗ, т. I, ч. 1, М., 1925. (В изд. АН СССР войдет в состав 9-го тома Сочинений.)
Двигубский И. А., Начальные основания естественной истории, М., 1820.
Долгушин Д. А., Борьба за дарвинистские основы семеноводства. Яровизация, 1939, № 1.
— Семеноводство зерновых культур. Яровизация, 1941, № 1.
— О некоторых особенностях процесса оплодотворения у растений. Агробиология, 1946, № 3.
Егоров В. И., Из истории русского садоводства, журнал «Сад и Огород», № 5 и № 8, 1949.
Еникеев Х. К., Избирательное оплодотворение у растений. Яровизация, 1941, № 2.
— О подборе опылителей для вишен. Агробиология, 1947, № 2.
Жуковский П. М. и Медведев Ж., Связь генеративных функций растения с каратиноидами. Доклады АН СССР, т. 66, № 5, 1949.
Ильинский А. П., Работа Ч. Дарвина по вопросу о диморфизме и триморфизме цветов. Сочинения Ч. Дарвина, изд. АН СССР, т. 7, М.—Л., 1949.
Калмыков К., Ломоносов и науки о живой природе. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биологии, т. 51 (3), 1946.
Каменский Ф., К истории полового процесса у растений, Одесса, 1897.
Кёльрейтер И., Учение о поле и гибридизации растений, с приложением статьи Е. В. Вульфа, Иозеф Кёльрейтер, его жизнь и научные труды, М.—Л., 1940. (Здесь же напечатана работа Камерариуса).
Кириченко Ф. Г., О межсортовом свободном скрещивании озимых пшениц. Агробиология, 1948, № 4.
Ковалевский В., Перекрестное опыление и самоопыление растений. Земледельческая газета, № 39 от 20 авг. 1877.
— Новые исследования Дарвина. Журнал сельского хозяйства и лесоводства, т. 124, стр. 301—349 и т. 125, стр. 1—53, 1877.
Ковпак Ф. К., Внутрисортовое скрещивание и повышение морозостойкости озимых пшениц. Яровизация, 1939, № 1.
Козо-Полянский Б. М., Опыление у индийского табака. Доклады АН СССР, т. 37, № 2, 1942.
— Механизм цветка ляллеманции. Доклады АН СССР, т. 51, № 8, 1946.
— Закон Найта — Дарвина и механизмы цветков. Труды Воронежского гос. университета, т. 14, в. 1, 1946.
— К антэкологии Белозора. Ботанич. журнал, т. 32, № 1, 1947.
— Механизм цветка кунжута. Доклады АН СССР, т. 58, № 5, 1947.
Комов И. И., О земледелии, М., 1788.
Кострюкова К. Ю., Еще раз о спермиях покрытосеменных растений. Журнал общей биологии, т X, № 3, 1949.
Лебедев С. И., Об обмене веществ в генеративной системе растений. Селекция и семеноводство, 1949, № 9.
Левшин В., Ручная книга сельского хозяйства, М., 1802.
— Садоводство полное в четырех частях, части I—IV, М., 1805—1808.
Лепехин И. И., Дневные записки путешествия по разным провинциям Российского государства, части I—IV, СПб., 1771—1805.
Ливанов М., Наставление к умозрительному и делопроизводному земледелию, ч. 1, СПб., 1786.

Линней К., Розыскание о различном поле произрастений. Новые ежемесячные сочинения, части 107, 109, 111, 112, СПб., 1795.
Липшиц С. Ю., Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь, т. I—II, М., 1947-
Лысенко Т. Д., Внутрисортовое скрещивание и менделистский «закон» расщепления. Яровизация, 1938, № 1—2.
— Мичуринскую теорию в основу семеноводства. Яровизация, 1938, № 4—5.
— О путях управления растительным организмом. Яровизация, 1940, № 3.
— Агробиология, М., 1948.
— Трехлетний план развития общественного колхозного и совхозного продуктивного животноводства и задачи сельскохозяйственной науки. Сов. агрономия, 1949, № 7.
— И. В. Сталин и мичуринская агробиология. Доклады ВАСХНИЛ, 1949, № 12.
Максимович М., О системах растительного царства, М., 1827.
— Основания ботаники, ч. I, М., 1828.
Мичурин И. В., Сочинения, т. I—IV, изд. 2-е, М., 1948.
Могилева А., Внутрисортовые скрещивания гороха. Яровизация, 1941, № 1.
Модилевский Я. С., Сучасний стан питання про запліднення у покритонасінних рослин. Бот. журн. АН УССР, т. IV, № 3, 1949.
Монюшко В. А., Половые формы цветковых растений и закономерности в их географии и происхождении. Тр. прикл. бот., ген. и сел., серия 1, вып. 2, 1937.
Морозов В. П., 19 лет работы с подсолнечником методом инцухта. Яровизация, 1940, № 2.
Муравьев П. А., Внутрисортовое скрещивание и качество зерна. Яровизация, 1938, № 1—2.
Мусийко А. С., Добавочное искусственное опыление сельскохозяйственных культур, М., 1947.
— Добавочное искусственное опыление сельскохозяйственных культур, Одесса, 1949.
Пашкевич В. В., Плодовое сортоведение, СПб., 1911.
— Общая помология, М., 1930.
— Бесплодие и степень урожайности в плодоводстве, М.—Л., 1931.
Петров Я., Начальные основания ботаники для преподаваний, СПб., 1815.
Перелыгин П., Об оплодотворении растений. Труды Вольного об-ва любит. российской словесности, ч. 31, кн. 2, 1825.
Поляков И. М., О некоторых условиях развития пыльцы в тканях пестика. Доклады АН СССР, т. 69, № 5, 1949.
— 150 лет закона Найта—Дарвина и приоритет русской науки. Успехи современной биологии, 1950, № 2.
Поляков И. М. и Михайлова П. В., Исследования по избирательному оплодотворению у махорки. Журнал общей биологии, т. X, № 3, 1949.
Презент И. И., Биологическое значение двойного оплодотворения. Агробиология, 1948, № 5.
Рачинский С., Цветы и насекомые. Русский вестник, 1863.
Рудницкий Н. В. и Глухих К. А., О межсортовом переопылении ржи. Яровизация, 1941, № 2.
Русские классики морфологии растений. Избранные сочинения А. С. Фаминцына, И. В. Баранецкого, И. Д. Чистякова, И. Н. Горожанкина, В. И. Беляева, С. Г. Навашина и И. И. Герасимова, под ред. В. М. Арнольди, М.—Л., 1923.
Рычков П., Ответы на экономические вопросы по Оренбургской губернии. Труды Вольного экономич. общ., ч. VII, 1767.
Савченко Н. А., Восстановление и улучшение качеств сорта капусты. Агробиология, 1947, № 5.
Саламов А. Б., Об оплодотворении и ксениях у кукурузы. Агробиология, 1947, № 2.
Севергин В. М., Начальные основания естественной истории. Царство произрастений, ч. I—III, СПб., 1794.
Серебряков К., Очерки по истории ботаники, М.—Л., 1941.
Соколов Б., Гибриды кукурузы, М., 1948.
Тер-Аванесян Д. В., Роль количества пыльцевых зерен цветка в оплодотворении растения. Труды прикл. бот., генет. и сел., т. 28, в. 2, 1949.

Теряев А. М., Размышление о природе, СПб., 1802.
Теряев С., Начальные основания ботанической философии, СПб., 1809.
Тимирязев К. А., Дарвинизм и селекция. Сборник статей, М., 1937.
Трегубенко М. Я. и Мельниченко Я. С., Физиологическая характеристика обновленных сортов озимой пшеницы. Яровизация, 1938, № 4—5.
Турбин Н. В. и Богданова Е. Н. К вопросу о природе процесса оплодотворения у растений. Известия АН СССР, серия биологич., 1949, № 4.
Фейцаренко А. И., Внутрисортовое скрещивание у самоопылителей. Селекция и семеноводство, 1948, № 6.
Цинда К. И., Внутрисортовое скрещивание у хлопчатника. Яровизация, 1941, № 2.
Шперк Г., О распределении полов у растений и о законе Дарвина: «природа не терпит постоянного самооплодотворения» в применении к растительному царству, Харьков, 1869.
Щеглов Н., Хозяйственная ботаника, СПб., 1828.
Элленгорн А. Е. и Светозарова В. В., Новое в изучении оплодотворения у покрытосеменных растений. Ботанический журнал, т. 34, № 6, 1949.

Alston C., Tirocinium botanicum Edinburgense, Edinb., 1753.
Batalin A., Beobachtungen über die Bestäubung einiger Pflanzen. Bot. Ztg., 1870, № 3.
Bonnier G., Les nectaires. Ann. d. Sc. Nat. (Bot.), том VIII, стр. 5—212, Paris, 1879.
Bradley R., New Improvements of Planting and Gardening, London, 1717.
Brown R., Vermischte Botanische Schriften. B. I—IV, 1825—1834 (здесь также A. Brogniart, Mémoire sur la génération etc., том IV, стр. 187—326).
Burck W., Darwin's Kreuzungsgesetz und die Grundlagen der Blütenbiologie. Biolog. Zentralbl., B. 28, № 6, 1908.
Darwin Ch., On the Agency of Bees in the Fertilisation of Papilionaceous Flowers etc. Gardeners' Chronicle, 1858, p. 828. (Перевод этой статьи дан в настоящем томе).
— Life and Letters, v. I—III, London, 1888.
— More Letters, v. I—II, London, 1903.
Darwin Fr., The Knight — Darwin Law. Nature, 27. X 1898.
Delpino F., Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale, I, 1868—1869; II, 1875.
East E. M. and Jones D. F., Inbreeding and outbreeding, Philad., 1919.
Focke W. O., Die Pflanzen-Mischlinge, Berlin, 1881.
Gaertner K. F., Notice sur des expériences concernant la fécondation des végétaux. Ann. sc. nat. Bot., t. X, 1827.
— Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich, Stuttgart, 1849.
Goebel K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. 2 Aufl., Jena, 1924.
Herbert, Amaryllidaceae, with a treatise of Crossbreed Vegetables, 1837.
Hildebrand F., Experimente zur Dichogamie und zum Dimorphismus. Bot. Ztg., 1865, 1—6, 11—15.
— Die Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen usw., Leipzig, 1867.
Jansons E., Ueber die Kreuz- und Selbstbefruchtung der Pflanzen. Acta Horti Banici Univers. Latviensis, IX—X, Riga, 1935.
Kirchner O., Blumen und Insekten, Berlin, 1911.
Knight Th. A., An account of some experiments on the Fecundation of vegetables. Philos. Transactions of Roy. Soc. London, 1799, II, 195—204.
Knuth P., Handbuch der Blütenbiologie, B. I—III, Leipzig, 1898—1905.
Koelreuter I., Dissertationis de antherarum pulvere continuatio. Mém. Acad. Imp. Sc. de St. Pétersbourg, том III, стр. 159—199, 1811.
Lecoq H., De la fécondation naturelle et artificielle des végétaux. Paris, 1862.
Linnaeus C., Philosophia botanica, Stockholm, 1751.
Loew E., Einführung in die Blütenbiologie auf historischer Grundlage, Berlin, 1895.
Miller Ph., The Gardener's Dictionary, London, 1724.
Mirbel C. F., Traité d'anatomie et de physiologie végétale, t. I—II, Paris, 1802.
Möbius M., Geschichte der Botanik, Jena, 1937.

Müller H., Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitige Anpassung beider, Leipzig, 1873.
— Alpenblumen, 1881.
— Das Variiren der Grösze gefärbter Blüthenhüllen usw. Kosmos. B. II, H. 7—8, 1877.
Müller Fr. Werke, Briefe und Leben. B. I—III. Jena, 1915—1921.
Nordensckiöld E., Geschichte der Biologie, Jena, 1928.
Pontedera J., Anthologia sive de floris natura libri tres, Patavii, 1720.
Radlkofer, Befruchtung der Phanerogamen, Leipzig, 1856.
Roberts H. F., Plant hybridisation before Mendel, Princeton, 1929.
Sachs J., Geschichte der Botanik vom 16 Jahrhundert bis 1860, München, 1875.
Schelver F., Kritik der Lehre von den Geschlechtern der Pflanze, Heidelberg, 1812.
Schmucker Th., Geschichte der Biologie, Goettingen, 1936.
Singer Ch., A short history of biology, Oxford, 1931.
Souégés R., L'embryologie végétale, v. I—II, Paris, 1934.
Sprengel Ch. K., Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin, 1793 (новое изд., Leipzig, 1894).
— Die Nützlichkeit der Bienen und die Notwendigkeit der Bienenzucht, Berlin, 1811.
Sprengel Kurt, Geschichte der Botanik, B. I—II, Leipzig, 1817—1818.
Treviranus L. C.. Die Lehre vom Geschlecht der Pflanzen, 1822.
Troll W., Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte, Berlin, 1928.
Zirkle C., The beginning of plant hybridisation, Philad., 1935.

ПЕРЕЧЕНЬ ИЛЛЮСТРАЦИЙ

ОПЫЛЕНИЕ ОРХИДЕЙ НАСЕКОМЫМИ

ПЕРЕКРЕСТНОЕ ОПЫЛЕНИЕ И САМООПЫЛЕНИЕ У РАСТЕНИЙ

СТАТЬИ И ЗАМЕТКИ

ОГЛАВЛЕНИЕ

Ч. ДАРВИН. — СТАТЬИ И ЗАМЕТКИ ПО ВОПРОСАМ ОПЫЛЕНИЯ И ОПЛОДОТВОРЕНИЯ РАСТЕНИЙ (1855—1882)

ПРИМЕЧАНИЯ

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета Академии Наук СССР

Технический редактор *А. А. Киселева* Оформление художника *Д. А. Бажанова*

РИСО АН, СССР № 4046. Т-03469. Издат. № 2009. Тип. заказ № 153. Подп. к печ. 23.VI 1950 г. Формат. бум. 70×108. Печ. л. 59,59 + 4 вкл. Бумажных листов 21,75. Уч.-издат. 56. Тираж 7000. Цена 48 р.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., д. 10.

ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
14	2 св.	аутри-	аутбри-
88	9 св.	вля	для
88	10 св.	двести	ввеети
170	5 сн.	присходит	происходит
421	табл. 1-я, гр. 2 св.		I
461	3 св.	таблиц	таблице